

3245

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

DRITTER BAND. DRITTER TEIL.

MIT 116 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906

Inhaltsverzeichnis

zu Bd. III, Teil 3.

VIII. Kapitel.

pag.

D. Barfurth. Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. Erschienen am 15. Dezember 1903 . 1

I. Regenerationserscheinungen an unbefruchteten Eiern der Wirbeltiere 3

II. Regenerationserscheinungen an befruchteten Eiern bis zur Ausbildung der Gastrula (Postgeneration) 4

III. Regeneration von Körperteilen bei Wirbeltierembryonen 48

IV. Regeneration der Gewebe 92

V. Regeneration der Organe 102

VI. Beeinflussung der Regeneration durch Organsysteme des Körpers 106

VII. Erscheinungen, die der Regeneration verwandt sind . . 115

Litteraturverzeichnis 121

IX. Kapitel.

F. Keibel. Ueber den Entwickelungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwickelung der Wirbeltiere. Erschienen am 15. Dezember 1903 131

Litteraturverzeichnis 148

X. Kapitel.

O. Hertwig. Ueber die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. (Das biogenetische Grundgesetz, Palingenese und Cenogenese.) Erschienen am 15. September 1906 149

Litteraturverzeichnis 180

Achtes Kapitel.

Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen.

Von

Dietrich Barfurth in Rostock[1]).

Einleitung.

Mit dem Worte Regeneration wird das Vermögen bezeichnet, in Verlust geratene, kleinere oder größere Körperteile wieder zu ersetzen (O. HERTWIG). Das Wesen der Regeneration besteht also in der Wiederherstellung eines organisierten Ganzen aus einem Teile desselben. Deshalb giebt es in der anorganischen Natur — bei Krystallen — wohl regenerationsähnliche Erscheinungen (A. RAUBER), aber keine echte Regeneration.

Bei Pflanzen finden wir die Fähigkeit wirklicher Regeneration, aber nur in geringem Umfange; ihre Teile liefern nach Verletzungen in der Regel keine Regenerate, sondern Neubildungen. So wird z. B. ein abgeschnittener Zweig nicht regeneriert, sondern durch Billdung eines neuen Triebes aus einer Knospe ersetzt. Sehr ausgedehnt und sehr ergiebig ist dagegen die Regeneration im Tierreich. Sie findet sich in allen Tierklassen, ist aber im Allgemeinen bei niederen Tieren weiter verbreitet und leistungsfähiger als bei höheren. Während z. B. Cölenteraten, Würmer, Mollusken und Crustaceen die Fähigkeit der Regeneration abgeschnittener oder abgebissener Körperteile in hohem Maße besitzen, ist diese Fähigkeit bei den Wirbeltieren sehr gering und nur in der Klasse der Amphibien von größerer Bedeutung.

Ein Verlust an Körpersubstanz, der durch Regeneration zu decken ist, kann durch die Natur selber oder durch einen fremden Eingriff gesetzt sein. Stellt die Natur selber ihn her, z. B. bei der Abschuppung der oberen Zelllagen eines geschichteten Plattenepithels, so nennen wir die von der Keimschicht aus erfolgende Regeneration eine physiologische. Wird der Defekt unter pathologischen Verhältnissen, d. h. durch einen fremden Eingriff, etwa den Biß eines Tieres oder ein Experiment erzeugt, so bezeichnen wir die vom zurückgebliebenen Stumpf, etwa einer Gliedmaße, ausgehende Regeneration als pathologische oder traumatische. Zahlreiche Beobachtungen sprechen dafür, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Arten der Regeneration nicht besteht, sondern daß die „pathologische“

1) Das Manuskript war schon vor $1^3/_4$ Jahren abgeschlossen, konnte aber erst jetzt zum Druck gelangen. Es waren deshalb mit Rücksicht auf wichtige neue Untersuchungen viele Zusätze nötig.

Regeneration nur eine gesteigerte und durch Herstellung einer „Unterbrechungsfläche" (Roux) modifizierte „physiologische" Regeneration darstellt.

Die älteren Beobachtungen über Regeneration von Réaumur, Spallanzani, Bonnet, Trembley, Dugès, Gachet, Philippeaux, A. Müller, Leydig, Gegenbaur, H. Müller, Götte, Carrière, Fritz Müller u. A. wurden fast ausschließlich an erwachsenen Tieren gewonnen; von nicht ausgewachsenen Tieren wurden nur die Amphibienlarven schon in älterer Zeit zu Regenerationsstudien benutzt (Spallanzani).

Seitdem nun in den beiden letzten Decennien von vielen Forschern — zuerst von E. Pflüger und W. Roux — frühe Entwickelungsstadien der Tiere zu systematischen Versuchen über die morphogenetischen Leistungen einzelner Teile des sich entwickelnden Embryo verwandt wurden, hat auch die Erforschung der Regeneration ein neues Objekt, den Embryo, in Angriff genommen. Denn wenn auch die angedeuteten Experimente nur teilweise in der Absicht angestellt wurden, das Verhalten embryonaler Teile in Bezug auf Regeneration zu prüfen, so liegt es doch stets in der Natur der Versuche an Lebewesen, daß sie durch ihren Eingriff die schlummernden Regulations- und Regenerationsmechanismen des Organismus wecken (W. Roux). Diese Thatsache veranlaßte Roux, neben der direkten oder normalen Entwickelung eine indirekte oder regenerative zu unterscheiden (W. Roux I, p. 450).

In Bezug auf die Art und Weise, wie sich die Regeneration vollzieht, kann man mit Roux (I, p. 836) 2 Typen erkennen. Beim ersten Typus geschieht die Regeneration im Wesentlichen durch Sprossung in Folge von Zellwucherungen. Die Regenerationen dieser Art sind die häufigsten und finden sich überwiegend bei erwachsenen höheren Tieren. Der zweite Modus ist hauptsächlich charakterisiert durch Umordnung und Umdifferenzierung der vorhandenen Zellen. So beobachtete z. B. Nussbaum (1, 1887, p. 327), daß kleine Teilstücke von Hydra grisea sich schon am Tage nach der Operation zu Hohlkugeln geschlossen hatten, an denen sich dann Tentakel und Fuß neubildeten. Diese Art der Regeneration ist während der frühen Embryonalstadien bei Wirbeltieren vielfach beobachtet worden und wird uns in der nachfolgenden Darstellung noch öfters begegnen. Daß übrigens eine scharfe Trennung zwischen den beiden Arten der Regeneration nicht existiert, mag noch besonders erwähnt werden. Wir werden bei den Vorgängen der Regeneration in der Regel einer Kombination beider Arten mit Ueberwiegen eines Modus begegnen.

H. Driesch ließ bis vor Kurzem nur diejenigen Regenerationserscheinungen als echte „Regenerationen" gelten, bei welchen „Sprossungsvorgänge zur Wiederherstellung des entnommenen Teiles führen (Arch. Entw.-Mech. Bd. II. p. 192). In einer jüngst (1901) erschienenen größeren Untersuchung über „die organischen Regulationen" giebt er aber dem Regenerationsbegriff eine weitere Fassung. Sämtliche Regulationen teilt er in 2 große Gruppen, in die Organisations- und die Adaptationsregulationen; die einen stellen die Organisation z. B. durch Regeneration wieder her, die anderen das gestörte Angepaßtsein an die allgemeinen Existenzbedingungen, mögen sie in Faktoren der Außenwelt oder in dem Organismus selbst angehörigen Faktoren gegeben sein. Die Regeneration

einer verloren gegangenen Gliedmaße ist also eine Organisationsregulation, während die Bildung einer dickeren Cuticula bei zu starker Transpiration, oder die Verwendung von Reservestoffen eine Adaptationsregulation ist. Die sämtlichen Erscheinungen der Regeneration faßt DRIESCH als Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen (Kap. IV) zusammen. Hier erscheint auch der von ROUX als Regeneration durch „Umlagerung und Umdifferenzierung" bezeichnete Modus der Regeneration unter dem Namen Restitutionen durch Umdifferenzierung. Die von DRIESCH gelieferte Analyse und Gruppierung der Regenerationserscheinungen bilden eine wertvolle Grundlage für eine zukünftige Theorie der Regeneration.

Auch T. H. MORGAN hat, wie ROUX, in einer soeben (1901) veröffentlichten Monographie über „Regeneration" 2 Arten der Regeneration unterschieden. Die erste Art kommt durch Sprossung von Zellen und darauf folgende Neubildung von Geweben und Organen zu Stande. MORGAN nennt sie „Epimorphosis". Die zweite Art der Regeneration entspricht der ROUX'schen Regeneration durch Umlagerung und Umdifferenzierung, wird von MORGAN als Umwandlung des ganzen durch das Experiment hergestellten Stückes in einen neuen Organismus charakterisiert und „Morphallaxis" (μορφή und ἀλλάττω) genannt. Von diesem Gesichtspunkte aus vergleicht er die Regeneration von Stücken des erwachsenen Organismus mit der Regeneration von Teilen des Eies (Blastomeren) und hält beide Vorgänge für ähnlich oder identisch.

I. Regenerationserscheinungen an unbefruchteten Eiern der Wirbeltiere.

Obgleich wir in diesem Kapitel von regenerativen Vorgängen am Embryo, also am befruchteten, in Entwickelung begriffenen Ei, zu handeln haben, mag doch zunächst eine kurze Bemerkung über die Möglichkeit einer Regeneration auch am unbefruchteten Ei Platz finden.

W. ROUX beobachtete, daß unmittelbar vor der Befruchtung angestochene Froscheier sich zwar äußerst selten, aber doch einige Mal, und zwar atypisch, furchten. Beim Anstechen dieser Eier bildet sich durch Austritt schwarzer oder weiß-schwarzer Eisubstanz ein „Extraovat", wie ROUX mitteilt. Diese Verwundung, verbunden mit Substanzverlust, weiß das Ei jedenfalls so weit zu reparieren, daß es befruchtungs- und entwickelungsfähig bleibt. Aehnliches ist vom Ei der Wirbellosen bekannt: kernhaltige und sogar kernlose Bruchstücke von Seeigeleiern können durch Sperma derselben oder einer verwandten Species befruchtet und bis zu einem gewissen Stadium zur Entwickelung gebracht werden (vergl. die Versuche von O. und R. HERTWIG, BOVERI, VERWORN, MORGAN, SEELIGER und DRIESCH). YVES DELAGE hat diese merkwürdige Fähigkeit von Eibruchstücken neuerdings „Merogonie" genannt. Es handelt sich hierbei nach meiner Meinung um eine Selbstregulation des verletzten Eies regenerativer Art[1]), die eine nach-

1) Man kann den Vorgang auch als eine Art Pfropfung oder Transplantation auffassen. Nach BOVERI wird hierbei dem Ei ein neuer Teilungsapparat, das Centrosoma, eingepflanzt, welches dem Spermatozoon angehört.

folgende Befruchtung und Entwickelung möglich macht. Diese Entwickelung ist dann nach Roux als eine indirekte, regenerative aufzufassen.

Es sei bemerkt, daß diese Regenerationserscheinungen am unbefruchteten Ei eine Parallele bilden zu der Thatsache, daß Teilstücke einzelliger Organismen regenerationsfähig sind, wenn sie einen Kern oder einen Teil des Kernes enthalten (Nussbaum, Gruber, Balbiani, Verworn, Hofer, Prowazek).

II. Regenerationsvorgänge an befruchteten, in Entwickelung begriffenen Eiern bis zur Ausbildung der Gastrula. Postgeneration.

a) Befruchtete Eier von Amphibien vor der Furchung.

Wenn ich in diesem Abschnitt die Eier von Amphibien voranstelle, so hat das den historischen und sachlichen Grund, daß die hierher gehörigen Beobachtungen über regenerative Vorgänge zuerst und am eingehendsten an Froscheiern angestellt wurden. Es war W. Roux, der zuerst im Frühjahr 1882 die Spitze der Präpariernadel in das seine Furchung beginnende Ei des braunen Grasfrosches einsenkte und damit einen neuen Weg der Forschung betrat (Ges. Abh. II, p. 154). Roux beobachtete, daß von befruchteten Eiern von Rana fusca, welche etwa 1 Stunde vor dem präsumptiven Eintritt der ersten Furchung angestochen waren, sich der größte Teil entwickelte, entweder normal oder unter Bildung verschiedener Abnormitäten. Während also das verletzte Ei selber einer regenerativen Entwickelung unterlag, zeigte auch das bei der Operation entstandene Extraovat deutliche Spuren einer regenerativen Ausbildung, da seine Oberfläche als aus Furchungskugeln bestehend sich erwies.

b) Befruchtete Eier von Amphibien und vom Amphioxus nach der ersten und zweiten Furchung. Postgeneration von Roux.

Viel wichtiger als die beschriebenen Versuche sind andere geworden, die zuerst von W. Roux am Froschei nach der Bildung der ersten Furche vorgenommen wurden. Sie sollten, wie Roux sagt, uns über den wirklichen Anteil der Selbstdifferenzierung der Teile des Eies an der normalen Entwickelung Aufklärung verschaffen, gewannen aber außerdem eine große Bedeutung für die Regenerationslehre.

Um die Art der nachfolgenden Darstellung in diesem Abschnitt zu rechtfertigen, schicke ich einige Bemerkungen voraus.

O. Hertwig hat die erwähnten Versuche Roux's am Froschei wiederholt, aber die Ergebnisse in ganz anderem Sinne gedeutet als Roux. In dieser Streitfrage haben nun einige Forscher für Roux, andere für O. Hertwig Stellung genommen, eine Einigung ist aber zur Zeit nicht erzielt worden. Ich halte es deshalb für richtig, in meiner Darstellung zunächst unparteiisch über die Versuche und Anschauungen von Roux und O. Hertwig zu berichten, daran eine kurze Uebersicht über einschlägige Experimente anderer Forscher anzuschließen und zuletzt erst meiner persönlichen Ansicht Ausdruck zu geben. Außerdem möge eine gelegentlich eingeschaltete historische Mitteilung das Verständnis der hier zu behandelnden schwierigen Probleme erleichtern.

Was nun zunächst die oben charakterisierten Versuche von W. Roux anbetrifft, so zerstörte dieser Forscher nach genau angegebener Methode (G. A. II. p. 940) eine der beiden ersten Furchungskugeln des sich entwickelnden Eies von Rana fusca mit einer heißen Nadel, um das Verhalten und die morphogene Bedeutung („prospektive Bedeutung", Driesch) der überlebenden Blastomere zu studieren. Es

Fig. 1.



Fig. 2.

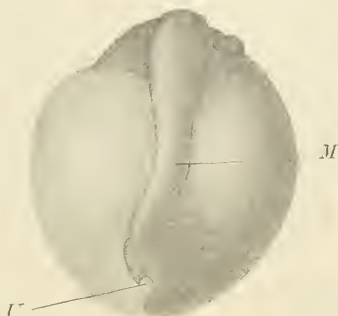


Fig. 3.



Fig. 4.

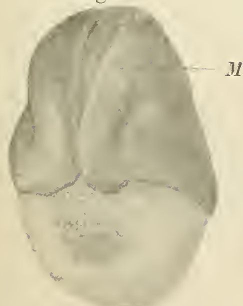


Fig. 5.

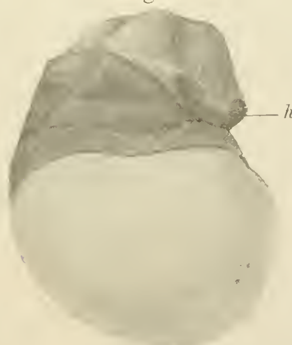


Fig. 6.



Fig. 7.

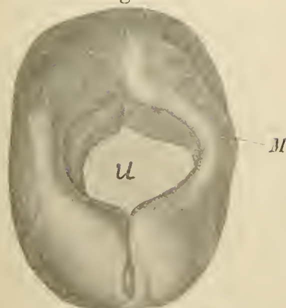


Fig. 1—7 stellen Embryonen von Rana fusca und esculenta nach Roux dar. *M* Medullarwulst. *U* Urdarm (in Fig. 7 Urmund). *h* Haftnapf.

Fig. 1. Hemiembryo sinister, fast ohne Postgeneration.

Fig. 2. Hemiembryo dexter, mit beginnender Postgeneration oben links im Bilde.

Fig. 3. Hemiembryo dexter, mit schon fast vollendeter Postgeneration des äußeren Keimblattes.

Fig. 4. Hemiembryo anterior, bereits in Postgeneration begriffen.

Fig. 5. Hemiembryo anterior, ventrale Seite.

Fig. 6. Dasselbe Objekt, dorsale Seite. Die Postgeneration der Medullarwülste schon weit vorgeschritten.

Fig. 7. Dreiviertelembryo mit Asyntaxia medullaris (Roux). Die linke Kopfhälfte ist nicht entwickelt, der Ektoblast jedoch im Bereich derselben bereits postgeneriert. *U* offen gebliebener Teil des Urmundes. (Nach W. Roux, Ges. Abh. II. No. 22. Taf. 6—7.)

ergab sich, daß die überlebende Furchungskugel sich auf dem normalen Wege zu einem im Wesentlichen normalen halben Embryo (Semimorula, Semiblastula, Semigastrula, Hemiembryo) zu entwickeln vermag (Fig. 1—10). Roux zeigte dann weiter, daß die ihrer Entwickelungsfähigkeit beraubte Furchungszelle allmählich wieder belebt und endlich sogar befähigt werden kann, durch nachträgliche Entwickelung die fehlenden Körperteile in ganz oder fast normaler Vollkommenheit herzustellen. Letzteren Vorgang nennt Roux Postgeneration, um ihn von der Regeneration in Verlust geratener Körperteile zu unterscheiden. Die Wichtigkeit dieser Entdeckung rechtfertigt es, wenn ich bei den von Roux beobachteten Erscheinungen noch etwas verweile.

Roux bemerkte an der operierten Zelle drei Gruppen von Vorgängen. Zuerst Zersetzungsvorgänge, die sich hauptsächlich in einer Vakuolisation des Dotters und dem Auftreten zahlreicher abnormer Kernbildungen kund thun; diese Kerne stammen vom Furchungskern der operierten Furchungskugel ab. Eine zweite Gruppe

Fig. 8.

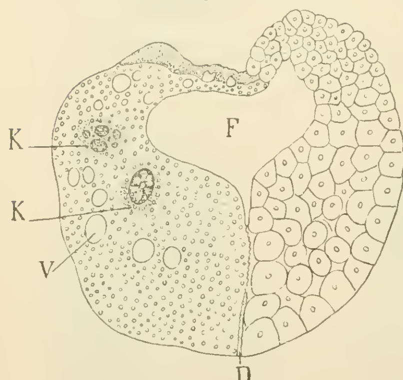


Fig. 9.

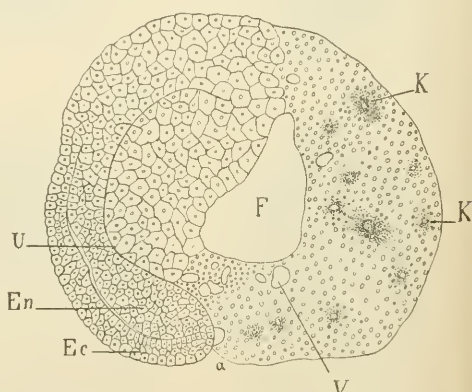


Fig. 8. Semiblastula verticalis des Froschembryo. Senkrechter Medianschnitt. Die Zellen schematisiert gezeichnet. Ausdehnung der Furchungshöhle (*F*) in die unentwickelte Hälfte des Eies. *KN* Kernnest. *K*' Sehr großer Kern mit Netzstruktur. *V* Vaknolen. *D* Dotterzellen.

Fig. 9. Semigastrula lateralis, schräger Längsschnitt. *U* Urdarm. *En* Entoblast. *Ec* Ektoblast. *F* Furchungshöhle. *K* Kern. (Nach W. Roux, wie Fig. 1—7.)

von Erscheinungen bewerkstelligt die Wiederbelebung des Dotterrestes in der operierten Zelle; Roux nennt diesen Prozeß Reorganisation. Bei geringer Veränderung des operierten Materials geschieht die Wiederbelebung direkt durch Kerne, die vom Furchungskern der operierten Eihälfte abstammen, oder aus der entwickelten in die operierte Hälfte hinübergewandert sind (Nucleitransmigration). Der Bekernung folgt die Cellulation des Dotters und zwar charakteristischer Weise stets unmittelbar neben der entwickelten Hälfte beginnend. Ist der durch die Operation erzeugte Rest der einen Furchungskugel hochgradiger verändert, so erfolgt die Reorganisation entweder durch wenige kleinere Zellen der Blastulastufe, die von der entwickelten Hälfte in das Innere der desorganisierten Substanz langsam vordringen, oder durch Um-

wachsung der toten Hälfte von der äußeren Schicht der entwickelten Hälfte aus. An den wiederbelebten Massen der operierten Furchungskugel vollziehen sich dann drittens die Vorgänge der Nacherzeugung, Postgeneration, durch welche die fehlende Körperhälfte hergestellt wird. Sie wurde von Roux zunächst nur als auf die erste Reorganisationsweise folgend beobachtet und beschrieben.

Bei diesem merkwürdigen Vorgang bilden sich in der operierten Furchungskugel alle 3 Keimblätter und zwar von den schon differenzierten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte aus. Voraussetzung zur Postgeneration eines Keimblattes ist, daß dasselbe mit einer „Unterbrechungsfläche" an die nachträglich cellulierte Dottermasse stößt; so findet z. B. eiae Nacherzeugung des Ektoblastes von der dorsalen Seite (der Medullarplatte) des Embryo aus zunächst nur im Bereich desjenigen Teiles derselben statt, an dem bereits Ekto- und Entoblast sich geschieden haben und die Keimblätter also mit einem freien seitlichen Rande, wie an einem künstlichen Defekt, endigen. Die an diesen Stellen begonnene Bildung setzt sich kontinuierlich in der Dottermasse fort, und da am freien Rande sich stets allmähliche Uebergangsstufen zwischen den indifferenten Dotterzellen und den Zellen des bereits vollkommen differenzierten Keimblattes finden, so ist anzunehmen, daß sich diese Differenzierung im ruhenden Dotterzellenmateriale durch direkte Umbildung der Dotterzellen vollzieht. Die Ursache für diese Weiterbildung der Keimblätter liegt aber in Kräften, die von Blättern der entwickelten Hälfte ausgehen.

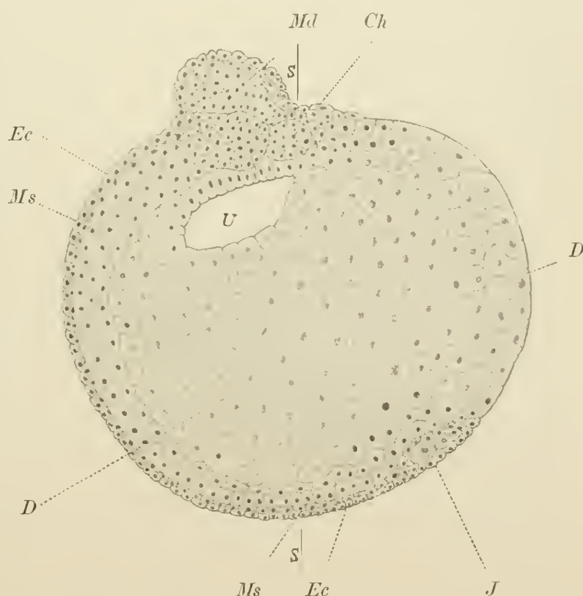


Fig. 10. Hemiembryo sinister des Froschembryo, Querschnitt. *S—S* die Medianebene. Die rechte Hälfte des Eies ist bereits vollkommen nachcelluliert; die Postgeneration der Keimblätter hat begonnen. Chorda dorsalis (*Ch*) bereits zur normalen Größe des Querschnittes nachentwickelt. *Ec* Ektoblast *Ms* Mesoblast, Dotterzellen (Dotterentoblast). *U* Urmund. *Md* Medullarwulst, rechts in Postgeneration begriffen. *J* 2 jugendlich gebliebene Dotterzellen (Geschwulstkeime?). (Nach W. Roux, wie Fig. 1—7.)

Es ist nun für uns notwendig, die Beziehungen der „Postgeneration" zu der „Regeneration" und die Unterschiede beider Vorgänge festzustellen. Bei der Regeneration handelt es sich, wie Endres sagt, um die erneute Entwickelung eines ontogenetisch schon gebildet gewesenen, aber verloren gegangenen Körperstückes; dem entgegen ist die Postgeneration die zeitlich verschobene

Bildung eines in der Ontogenese des betreffenden Individuums noch nicht entwickelt gewesenen Körperteiles. Im Gegensatz zur Normalentwickelung ist beiden der Charakter eines sekundären, eines „indirekten“ Entwickelungsmodus gemeinsam, da sie zeitlich immer erst nach dem Beginn der Normalentwickelung auftreten können und der Organismus sich ihrer als Aushilfe bedient, um bestehende Agenesieen und Defekte zu beseitigen und sich so auf „indirektem“ Wege dort zu vervollständigen, wo die „direkte“ Entwickelung aufgehört hat. Der Postgeneration liegt die Zerstörung oder Dislokation eines nur potentiell dagewesenen Körperbezirkes (wie die einer Körperhälfte in einer der beiden ersten Furchungszellen von Rana), der Regeneration hingegen der Defekt oder die Dislokation eines in seiner ganzen Aktualität vorhanden gewesenen Körpergebietes zu Grunde (1895, p. 531).

Ueber die verschiedene Art, wie sich Regeneration und Postgeneration vollziehen, äußert sich Roux folgendermaßen: Die neueren Arbeiten über Regeneration stellten durchweg fest, daß verletzte Gewebe sich nur aus den übrig gebliebenen Elementen derselben Gewebsart regenerieren [1]. Gilt nun, wie Roux hervorhebt, dieser Satz auch „für frühzeitige embryonale Regeneration, so ist damit ein fundamentaler Unterschied von der Postgeneration ausgesprochen, bei welcher ja, wie wir gesehen haben, das Zellenmaterial nicht von den Elementen des sich postgenerierenden Blattes abstammt, sondern zum Teil durch das sehr durcheinander gekommene Kern- und Dottermaterial der operierten Eihälfte, zum Teil durch nur an zufälligen Stellen übergetretenes und dann verteiltes Kernmaterial der primär entwickelten Hälfte gebildet wird. Eine wichtige Uebereinstimmung zwischen Postgeneration und Regeneration spricht sich jedoch darin aus, daß beide nur von den schon präexistierenden Gewebsschichten und nur nach Herstellung von Unterbrechungsflächen vor sich gehen“. (II. p. 512.) Demnach kann man die Postgeneration als eine durch die Umstände modifizierte Regeneration ansehen, bei welcher der regenerative Antrieb von präexistierenden Gewebsschichten ausgeht, aber das reorganisierte Material der operierten Eihälfte direkt zum Neubau verwandt wird. Die Grundvorgänge bei der Postgeneration, Regeneration und normalen Entwickelung sind demnach im Wesentlichen dieselben. Hervorzuheben ist noch, daß bei der Postgeneration das Kernmaterial eine ähnliche hervorragende Rolle spielt, wie bei der Regeneration.

Diesen Beobachtungen fügte Roux später durch weitere Experimente (II. No. 26. p. 796) wichtige Ergänzungen zu, indem es ihm gelang, beim Frosch aus einem halben Ei ohne Beteiligung der anderen, operierten Furchungszelle einen ganzen Embryo von halber Größe zu erzeugen. Indem er nämlich bei Semigastrulae oder besser noch bei Hemiembryonen durch Drücken mit einer Pincette die Berührung mit der toten Eihälfte zu lösen suchte, wölbten sich die Randteile der Halbbildung gegeneinander und schlossen sich zuletzt. Gleichzeitig ging von den schon gebildeten Körperteilen (Semimedulla, Semichorda etc.) eine Postgeneration der fehlenden Gegenhälfte

1) Von dieser Regel bildet die Linse der Tritonen und der Salamanderlarven nach Untersuchungen von Colucci, G. Wolff, E. Müller und Fischel insofern eine noch nicht genügend erklärte Ausnahme, als sie vom Irisrande aus neugebildet werden kann.

aus. Diese Beobachtungen sind deshalb von großer Wichtigkeit, weil sie die Brücke bilden für ein Verständnis später zu besprechender Befunde bei anderen Tierklassen.

Aus diesen Versuchen folgert Roux, daß eine einzelne Furchungskugel des Zweizellenstadiums beim Frosch zunächst immer einen halben Embryo (Halbgebilde = Hemiplast [Roux]) liefert, daß aber später aus demselben durch Postgeneration entweder ein gewöhnlicher ganzer Embryo — unter Benutzung des Dottermaterials der toten Eihälfte — entstehen kann, oder daß bei Ausschaltung der toten Hälfte ein ganzer Embryo von halber Größe (kleine Ganzbildung = Mikroholoplast, W. Roux) geliefert wird.

Roux konstatierte ferner, daß jede der 4 ersten Furchungszellen des Froscheies sich zu einer Viertelgastrula, und je 2 dieser 4 Zellen sich noch weiter zu einem rechten oder linken, vorderen oder hinteren halben Embryo zu entwickeln vermochten. Die Furchungskugeln des Achtzellenstadiums dagegen vermochten die Gastrulation nicht mehr in den groben Formverhältnissen richtig zu vollziehen.

Endlich erzielte Roux durch künstlich hergestellte Defekte am gefurchten Ei cirkumskripte Defekte am Embryo und zog nun aus seinem Beobachtungsmaterial folgende wichtige Schlüsse, die ich hier ausführlich mitteile, weil sie die Grundlage aller Erörterungen bilden, die sich in der Fachlitteratur an die Versuche von Roux anschlossen, und die auch in unserem Kapitel nicht ganz zu umgehen sind:

1) Durch die erste Furchung wird das Keimmaterial in dem Sinne qualitativ halbiert, daß das Material für die rechte und linke Körperhälfte voneinander gesondert wird.

2) Da jede der beiden ersten Furchungszellen sich unabhängig von der anderen zu einer normalen seitlichen Körperhälfte zu entwickeln vermag, so ist anzunehmen, daß auch bei der normalen Entwickelung beider Körperhälften jede Furchungskugel des Zweizellenstadiums, resp. der ganze Komplex ihrer Nachkommen sich unabhängig von ihrem Gegenpart und dem Komplex ihrer Nachkommen entwickelt.

3) Demnach sind diese Entwickelungsvorgänge nicht als Folge des Zusammenwirkens aller Teile oder auch nur aller Kernteile des Eies, d. h. als differenzierende Wechselwirkungen aufeinander, sondern als Selbstdifferenzierung jeder der beiden ersten Furchungskugeln und ihrer Abkömmlinge zu einem bestimmten Stück des Embryo anzusehen.

4) Die Entwickelung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens 4 vertikalen, sich selbständig entwickelnden Stücken.

5) Außer dieser typischen direkten Entwickelung ist noch eine indirekte, die Regeneration resp. Postgeneration möglich; jede dieser Leistungen ist wahrscheinlich an ein besonderes Material — Idioplasson — in den Furchungszellen gebunden.

6) Dasjenige Idioplasson, welches die direkte Entwickelung der Furchungszellen veranlaßt, muß in den verschiedenen Zellen verschieden sein, da jede für sich ein besonderes Stück der Blastula, resp. der Gastrula und des zunächst aus ihr hervorgehenden Embryo liefert; dasjenige Material aber, durch dessen Thätigkeit die Postgeneration verursacht wird, ist in den 4 ersten Furchungszellen gleich vermögend und zwar totipotent, da sie den ganzen Embryo herzustellen vormögen.

7) Diejenigen Energieen der beiden ersten Furchungskugeln, welche die direkte Entwickelung bewerkstelligen, sind durch die Befruchtung sofort aktiviert, aber bloß auf die Bildung eines halben Individuums eingestellt; dagegen sind die Energieen zur Postgeneration zwar potentiell vorhanden und durch die Befruchtung zur Thätigkeit qualifiziert, bedürfen aber zur Ausübung dieser Thätigkeit erst noch eines auslösenden Reizes durch Herstellung eines Defektes oder Störung der normalen Anordnung des Zellenmaterials. Der ersten Bethätigung des postgenerativen Vermögens geht ein bei verschieden beschaffenen Eiern verschieden lange dauerndes Stadium der latenten Reizung oder der latenten Thätigkeit voraus, und nur diesem Zwischenstadium haben wir es zu verdanken, daß wir überhaupt zweierlei Entwickelungsarten; eine direkte und eine indirekte s. postgenerative zu unterscheiden vermögen. Denn wenn die Postgeneration sofort nach Isolierung einer der 2 oder 4 ersten Furchungskugeln einsetzte, so würden wir das Selbstdifferenzierungsvermögen jeder dieser Zellen zu einem entsprechenden Stück des Embryo garnicht zu erkennen vermögen, sondern aus der thatsächlichen Herstellung des ganzen Embryo aus einer dieser Zellen den Schluß gezogen haben, daß die 4 ersten Furchungskugeln aktuell — statt bloß potentiell — einander gleich seien. (Einen ganz ähnlichen Gedanken sprach Braem [12] in einem fast gleichzeitig erschienenen Aufsatz aus.)

So war das Froschei das erste Ei, welches nach der Terminologie Heider's als Mosaikei erkannt worden ist. Solche Eier finden wir bei den Ctenophoren, Anneliden, Rotiferen, Lamellibranchiaten und Gastropoden und wissen, daß bei ihnen die Furchung nicht einfache Teilung des Eimaterials, sondern Zerlegung in ungleichwertige Blastomeren ist und auf einer Plasmadifferenz schon des ungefurchten Eies beruht. Ob es nötig ist, daneben noch Regulationseier (Driesch) zu unterscheiden, kann man mit Fischl und Roux bezweifeln, da alle Eier regulatorische Fähigkeiten haben.

Die Trennung der typischen von der atypischen Entwickelung hat Roux in seiner neuesten Mitteilung noch schärfer durchgeführt. Er unterscheidet nunmehr folgende Arten der Entwickelung:

1) Normale Entwickelung, d. i. das in der freien Natur am häufigsten vorkommende Entwickelungsgeschehen.

2) Typische Entwickelung, d. i. die ideale Entwickelung ohne jede Variation, die bis ins Kleinste hinein qualitativ und quantitativ vollkommen in festgesetzter Weise verlaufen sollte, die aber wegen der Variabilität der inneren und äußeren Verhältnisse in keinem konkreten Falle vollkommen rein vorkommen kann, so wenig wie der durch die Fallgesetze charakterisierte „freie Fall" der Körper in der freien Natur vorkommt.

3) Atypische regulatorische Entwickelung, welche auf atypischem Wege, z. B. durch Regeneration, noch typisch gestaltete Produkte hervorbringt.

4) Atypische fehlerhafte Entwickelung, die fehlerhafte Produkte (Mißbildungen) liefert (Anat. Anz. Bd. XXVIII. 1903).

Die oben dargestellte Auffassung von der qualitativ ungleichen Teilung des aktivierten Teiles des Idioplassons der Kerne bei der Längsspaltung der Chromosomen hat Roux fallen lassen (Anat. Anz. 28. p. 141) und nimmt jetzt mit O. Hertwig, Driesch u. A. an, daß die Chromosomenteilung stets nicht nur eine quantitative, sondern auch qualitative Halbierung darstellt. Gleichwohl können aber nach seiner Annahme die Tochterzellen einen einesteils mit Vollkeimplasson

versehenen und anderenteils zum Zellleib qualitativ passend veränderten Kern enthalten. Diese qualitative Veränderung des betreffenden Kernmaterials geschieht durch differenzierende und aktivierende Einwirkungen des Zellleibes auf die ihm zugeführten Tochterschleifen. Demgemäß können die Zellkerne mindestens in einem Teil ihres Idioplasson während der verschiedenen Entwickelungsperioden und in den verschiedenen Geweben resp. Organen als verschieden angenommen werden.

Die entwickelungsmechanischen Experimente am Froschei, die im Jahre 1883 unabhängig von einander E. Pflüger und W. Roux anstellten und veröffentlichten, erregten großes Aufsehen und weckten das Interesse weiter Kreise für biologische Probleme. Besonders führten die mitgeteilten Versuche und Schlußfolgerungen von Roux zu zahlreichen Wiederholungen der Experimente an Eiern der Amphibien und anderer Tiere und zu erregten Diskussionen über die Auslegung der Versuchsresultate. Es wurden dabei die Grundfragen der Entwickelung und Regeneration so eingehend erörtert, wie niemals zuvor. Obgleich nun viele Forscher der Meinung sind, daß die oben geschilderten Vorgänge schlechthin der Entwickelung und nicht der Regeneration bezw. Postgeneration angehören, so sind doch viele andere nicht dieser Ansicht. Und da ich selbst zu diesen letzteren gehöre, so mag mir eine kurze Erörterung dieser Streitfrage gestattet sein. Wenn ich dabei auch fernliegende Probleme berühre, so geschieht es in der Ueberzeugung, daß ein richtiges Urteil nur durch eingehendes Studium dieses ganzen schwierigen Gebietes und aller einschlägigen Fragen zu gewinnen ist.

Die Diskussion über die Versuchsergebnisse Roux's begann, als Fiedler (1891) und Driesch (1892) über ihre Experimente an den Eiern von Echinus microtuberculatus berichteten. Aus den durch Schütteln der Eier gewonnenen isolierten Blastomeren zogen beide Forscher Halbbildungen, die aber nach Driesch's Beobachtungen nur während der ersten Entwickelungsstadien den Charakter eines Halbkeimes behielten und dann eine normale Blastula, Gastrula und endlich fertige Larve (Pluteus) von halber Größe bildeten. Als dann E. B. Wilson aus isolierten Blastomeren des Zwei- und Vierzellenstadiums von Amphioxuseiern keinerlei Halbbildung, sondern sogleich normale ganze Embryonen von entsprechend geringerer Größe erhielt (1892), ferner Driesch durch Druck die Blastomeren des Echinideneies zu 4-, 8- und 16-zelligen Platten neben einander preßte, also vollständig verlagerte, und dann doch eine kugelige Blastula und einen normalen Pluteus erzielte (1892), so schlossen Driesch, O. Hertwig und andere Forscher, daß durch die Furchung das Ei lediglich in eine Anzahl im wesentlichen gleichartiger Zellen geteilt werde, die man „wie einen Haufen Kugeln durcheinander werfen kann", ohne daß die normale Entwickelungsfähigkeit darunter leidet (H. Driesch für das Ei der Echiniden). Wenn das für alle Eier galt, so hatte die von E. Pflüger entdeckte „Isotropie des Eies" absolute Geltung und man konnte mit O. Hertwig zu einer „Theorie der Entwickelung durch regulierende Wechselbeziehungen der Furchungszellen" gelangen. War aber Roux's Auffassung richtig, so mußte die Furchung des Eies mit einer fortschreitenden „Spezifikation der Furchungszellen" (W. Roux) verbunden sein und das „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" von W. His erhielt „neben seiner deskriptiven zugleich auch eine einfache kausale Bedeutung" (W. Roux, II. p. 19).

Es ist hier nicht der Ort, die sehr umfangreiche Litteratur über

diese Streitfragen weiter zu verfolgen, zumal die weiteren Experimente zur Aufklärung der Probleme hauptsächlich an den Eiern wirbelloser Tiere angestellt wurden. Ich muß mich begnügen, am Schluß dieses Kapitels den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse mit besonderer Bezugnahme auf die Regeneration in aller Kürze zusammenzufassen.

Die mitgeteilten Anschauungen Roux's über Postgeneration bei Froschembryonen und die damit im Zusammenhang stehenden Grund-

Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13.

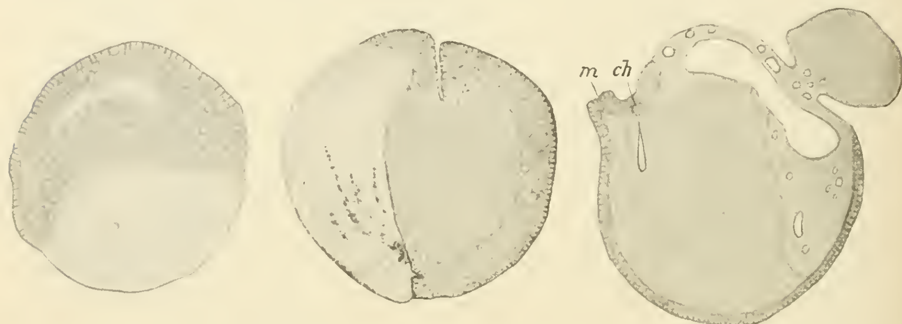


Fig. 11—13. Embryonen vom Frosch (Rana fusca). Am Ende der Zweiteilung wurde eine der beiden Teilhälften mit der erwärmten Nadel angestochen. Der zerstörte Dotter hat in diesen Figuren, wie auch in Fig. 14—21 einen helleren Ton erhalten. *m* Medullarwulst. *ch* Chorda dorsalis. *u* Urmund.

Fig. 11. Durchschnitt durch das Keimblasenstadium eines Froscheies, das am 7./IV. befruchtet und am 9./IV. abgetötet wurde.

Fig. 12. Durchschnitt durch ein Ei, das am 30./III. befruchtet und am 1./IV. abgetötet wurde; zeigt den Beginn einer Einstülpung.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Ei, das am 30./III. befruchtet und am 2./IV. abgetötet wurde. (Nach Roux stellt dieses Bild einen ziemlich reinen Hemiembryo lateralis dar.)

Nach O. Hertwig, Arch. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893. Taf. XLII, Fig. 1 u. 5. Taf. XLIII, Fig. 1.

fragen der Entwickelung fanden nicht nur bei Driesch, sondern auch bei O. Hertwig Widerspruch. Die Ansichten O. Hertwig's über diese Dinge kommen für uns ganz besonders in Betracht, weil er die Versuche von Roux an demselben Material und zum Teil mit denselben Methoden wiederholt hat.

Um die Frage zu prüfen, ob eine bestimmte Furchungszelle nur einen bestimmten Teil des Embryo zu liefern im Stande sei, und ob eine Postgeneration thatsächlich vorkomme, zerstörte O. Hertwig eine der beiden Hälften des Froscheies auf dem Zwei- oder Vierzellenstadium durch Anstich mit einer erhitzten Nadel oder durch den elektrischen Strom, tötete die Embryonen 1, 2, 3 oder 4 Tage nach der Operation und untersuchte sie makroskopisch, und, wenn es zu lohnen schien, mikroskopisch nach Zerlegung in Schnittserien. Die Ergebnisse waren für die „Hemiembryonen“ Roux's und die „Postgeneration“ nicht günstig.

Nach O. Hertwig's Befunden „kann sich sowohl die eine Hälfte des Eies allein bei totaler Zerstörung der anderen Hälfte, als auch die eine Hälfte, vermehrt um einen bald größeren, bald kleineren entwickelungsfähig gebliebenen Bruchteil der anderen, nur partiell

zerstörten Hälfte zu einem ziemlich normal beschaffenen, nur mit Defekten an untergeordneten Körpergegenden versehenen Embryo auf direktem Wege entwickeln, das heißt, unter Ablauf derselben Prozesse, durch welche die normale Ontogenese der betreffenden Tierart bewirkt wird. Es findet hierbei gewissermaßen eine Selbstregulierung statt . . ." (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. p. 785).

Demgemäß sieht O. Hertwig in den Semiblastulae nichts anderes, „als Keimblasen, in deren Wand ein bald mehr, bald minder beträchtlicher Abschnitt durch eine nicht in Zellen zerlegte Substanz eingenommen ist" (a. a. O. p. 743. Vergl. Fig. 11). Auch die „Semigastrulae" sind nach O. Hertwig nichts anderes als „Gastrulae, die in abweichender und mehr oder minder gestörter Weise entwickelt sind. Die Ursache aber, welche die gestörte Entwickelung hervorgerufen hat, ist der Dotter, der neben der zur Gastrula sich umwandelnden, zelligen Eihälfte im Eiraum noch vorhanden und teils durch den äußeren Eingriff zur Gerinnung gebracht und abgetötet, teils aber auch noch leidlich in seiner ursprünglichen Beschaffenheit erhalten ist, wie er denn hier und da nachträglich in Zellen zerlegt worden ist.

Fig. 14.

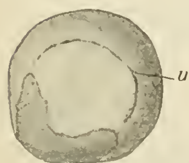


Fig. 15.

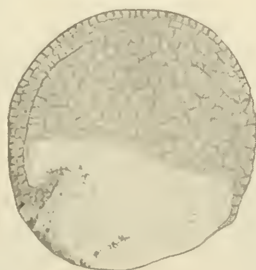


Fig. 16.



Fig. 17.

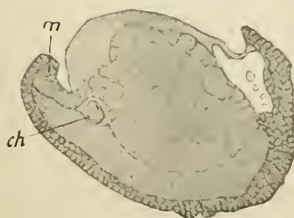


Fig. 14—17. Embryonen vom Frosch. Nach O. Hertwig, wie Fig. 11—13. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893. Taf. XLII, Fig. 13. Taf. XLIII, Fig. 5 Taf. XLIV Fig. 11 u. 14.

Fig. 14. Gastrulastadium eines Eies, das am 31./III. befruchtet und am 2./IV. abgetötet wurde. (Operation einer Blastomere des Zweizellenstadiums, wie oben [Fig. 11—13] beschrieben wurde.)

Fig. 15. Sagittalschnitt durch dasselbe Ei; zeigt den Beginn der Einstülpung.

Fig. 16. Ei mit Spina bifida (Asyntaxia medullaris, Roux, Ref.), das am 4./IV. befruchtet und am 7./IV. abgetötet wurde.

Fig. 17. Querschnitt durch dasselbe Ei.

Dieses geschädigte Dottermaterial ist an die sich entwickelnde Eihälfte dicht angepreßt, ja geht stellenweise kontinuierlich in sie über und übt auf den Entwickelungsgang einen ähnlichen modifizierenden Einfluß aus, wie bei den meroblastischen Eiern der Nahrungsdotter auf den sich zum Embryo umbildenden Teil. Die zerstörte Substanz nimmt später die ventrale und hintere Gegend der Gastrula ein und ist die Ursache, daß in diesem ganzen Bereiche ein äußeres Keimblatt fehlt" (a. a. O. p. 752—753. Vergl. Fig. 12, 14—15).

Auch das Studium der zu Embryonen entwickelten operierten

Eier bestätigte im allgemeinen die Schlüsse, zu denen O Hertwig durch die Untersuchung des Gastrulastadiums geführt wurde. „Die durch Verletzung einer der beiden ersten Furchungszellen angerichtete Zerstörung hat keine Embryonen geliefert, die nur aus einer Seitenhälfte des Körpers beständen, auch keine Embryonen, die nur den Kopfteil, aber kein hinteres Ende, oder das hintere Ende, aber keinen Kopfteil besessen hätten. Die Ausdrücke Hemiembryo lateralis,

Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 18—21. Embryo vom Frosch. Nach O. Hertwig, wie Fig. 11—17. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII. Taf. XLIII, Fig. 2, 8, 9 und Taf. XLIV, Fig. 12. *u* Urmund. *ch* Chorda dorsalis.

Fig. 18. Dorsalansicht eines Eies mit Medullarplatte, das am 31./III. befruchtet und am 3./IV. abgetötet wurde. (Operation am Ei, wie oben [Fig. 11—13] beschrieben wurde.)

Fig. 19—21. 3 Querschnitte durch das hintere Ende desselben Eies.

Hemiembryo anterior oder posterior treffen auf die beschriebenen und genauer analysierten Formen ebenso wenig zu, wie die Ausdrücke Hemigastrula lateralis, anterior, posterior auf die vorausgegangenen Entwickelungszustände.“ (A. a. O. p. 765—756. Vergl. Fig. 16—21.)

Das Endurteil fällt O. Hertwig demgemäß in folgenden Sätzen: „Wie aus den Eiern mit ganz oder teilweise zerstörter erster Teilhälfte eine annähernd normale Gastrula, ist aus ihnen auch ein annähernd normaler Embryo entstanden, bei welchem namentlich die dorsal gelegenen Achsenorgane, Nervenrohr, Chorda, mittleres Keimblatt vorhanden sind, während die zerstörte Substanz in untergeordneten Körpergegenden, an der Bauchseite und nach dem hinteren Ende zu liegt und an einer Körperseite verschieden weit nach oben hinaufreicht. Der Embryo hat sich aus dem Zellenmaterial, das um die

Hälfte oder um einen geringeren Bruchteil durch die Zerstörung vermindert worden ist, nach denselben Gesetzen gebildet, wie sie die Entwickelung aus einem normalen Ei beherrschen" (a. a. O. p. 767—768).

Auf Grund dieser Anschauungen verwirft deshalb O. HERTWIG die ROUX'sche Lehre von einer Postgeneration durchaus: Von den Vorgängen, welche ROUX als eigentümlich für die Postgeneration beschrieben hat, hat er an den zahlreichen, zu Experimenten verwandten Froscheiern, die teils von der Fläche, teils auf Schnittserien untersucht wurden, nichts wahrnehmen können. Nie hat er beobachtet, daß sich bei einem verletzten Ei erst eine halbe Medullarplatte angelegt hat und daß dann nachträglich in einem an sie angrenzenden, umgeordneten Material von Dotterzellen die andere Hälfte sich ihr gewissermaßen plötzlich ankrystallisiert habe. Und ebensowenig hat er etwas derartiges an der Chorda oder den neben ihr gelegenen Ursegmenten bemerkt (a. a. O. p. 782).

Allgemein folgert O. HERTWIG aus seinen Versuchen, daß durch die Furchung keine qualitative Teilung der Anlage (des befruchteten Eies) bewirkt wird, sondern daß jeder Elementarteil die Anlage zum Ganzen enthält, daß die Mosaiktheorie von W. ROUX[1], die Theorie der organbildenden Keimbezirke von HIS und die Keimplasmatheorie von WEISMANN unhaltbar sind und daß an ihre Stelle die Theorie der Entwickelung durch regulierende Wechselbeziehungen der Embryonalzellen (später der Gewebskomplexe und Organe) zu treten habe (a. a. O. p. 792—794).

In den Folgerungen, welche O. HERTWIG und W. ROUX aus ihren Versuchsergebnissen ziehen, stehen sich also zwei grundverschiedene Anschauungen gegenüber: Die Vorgänge, welche ROUX als Postgeneration bezeichnet und die er als der regenerativen, indirekten Entwickelung zugehörig ansieht, hält O. HERTWIG für solche der normalen, direkten Entwickelung, die nur durch die Anwesenheit der zerstörten Dottersubstanz modifiziert sind und unter Erscheinungen einer „Selbstregulierung" verlaufen. Die von W. ROUX geforderte Unterscheidung zwischen regenerativer und normaler Entwickelung erkennt also O. HERTWIG nicht an.

Den Anschauungen von O. HERTWIG haben sich viele Biologen angeschlossen. H. DRIESCH, der schon vor O. HERTWIG die ROUXschen Lehren bekämpft hatte, erkennt zwar das gelegentliche Vorkommen von Halbbildungen, z. B. beim Echinidenei, an, erklärt sich die Halbfurchung aber als ein physikalisch bedingtes Phänomen, ebenso wie die durch Gleiten erfolgende Umordnung der Zellen zur Ganzblastula (a. Th. d. o. E. p. 17). Eine qualitative Halbierung des Eies bei der ersten Furchung, wie sie ROUX und WEISMANN voraussetzen, giebt es also nach DRIESCH nicht[2]. Die mit der Furchung

---

1) Es sei hier bemerkt, daß ROUX die Vaterschaft einer Mosaik-„Theorie" bestimmt ablehnt. ROUX hat in der Bildung von Teilembryonen aus den von der Natur abgegrenzten Teilstücken des Froscheies eine Mosaik-„Arbeit" erkannt, aber keine Mosaik-„Theorie", also die Mosaikarbeit als ein die Ontogenese beherrschendes Prinzip aufgestellt oder vertreten, sondern von Anfang an auf die Schranken der Wirkungsweise der Selbstdifferenzierung von Eiteilen hingewiesen und letztere bloß als ein Teilprinzip neben der differenzierenden Wechselwirkung von Eiteilen aufeinander hingestellt. (PFLÜGER's Arch. Bd. LXVI. 1897. p. 327.)

2) Dagegen giebt DRIESCH neuerdings zu, daß Fälle sehr frühzeitiger Dif-

fortschreitende Differenzierung der Zellen ist abhängig von der Organisation des Eiplasmas. Die Postgeneration von Roux sieht H. Driesch als nicht bewiesen an. „Was das Froschei angeht", sagt Driesch, „so haben weder Roux noch Endres beweisen können, daß jene „tote" Blastomere wirklich „tot" und nicht etwa nur in Kern und Plasma derangiert war und sich nur verspätet und etwas abnorm entwickelte; hat doch Morgan[1]) (Anat. Anz. Bd. X. p. 623), dessen halbe Froschembryonen ich selbst durch Tage hindurch gesehen habe, nie „Postgeneration" beobachtet, und O. Hertwig (Arch. mikr. Anat. Bd. XLII. p. 662) ebensowenig; und was das Ctenophorenei anbelangt, so haben Fischel (1897, p. 109; 1898, p. 557) sowohl wie vor 2 Jahren ich selbst halbe Ctenophorenlarven bis zu 14 Tagen aufgezogen, ohne eine Spur von organischer Veränderung an ihnen zu beobachten: Chun hatte eben alles nicht unmittelbar beobachtet, sondern aus gefischten, an beiden Seiten ungleichmäßig entwickelten Larven erschlossen; solche symmetrisch entwickelte Larven können aber allen möglichen Umständen ihr Dasein verdanken" (Resultate etc. p. 725).

Eine weitere Stütze für seine Ansicht sieht Driesch in der Untersuchung über Postgendration bei Amphibien von K. Ziegler. Dieser erkennt die von Roux beschriebene Postgeneration mit voraufgehender Reorganisation nicht an, sondern sieht mit O. Hertwig in den betreffenden Entwickelungsvorgängen lediglich eine gehemmte Entwickelung mit atypischem Verlauf. Hemiembryonen erhielt Ziegler aber nach Roux's Methode bei Froscheiern, wie andere Nachuntersucher.

Für die Anschauungen von H. Driesch und O. Hertwig lassen sich auch die Ergebnisse von Experimenten verwerten, welche E. B. Wilson 1892 an Amphioxuseiern anstellte. Nachdem dieser Forscher durch Schütteln der sich entwickelnden Eier auf dem Zwei- und Vierzellenstadium Teilstücke und auch ganz isolierte Furchungszellen erzielt hatte, entwickelten sich wie bei Driesch's Objekt aus denselben normale Embryonen von entsprechend geringerer Größe. Während aber bei Echiniden zunächst immer, wenn auch nur auf verhältnismäßig kurze Zeit, eine Halbbildung zu Stande kam, entsprach beim Amphioxusei die Furchung eines isolierten Blastomers derjenigen eines ganzen normalen Eies; von der ersten Furchung der isolierten Zelle an war also hier die weitere Entwickelung sofort auf Erzeugung eines ganzen Individuums eingestellt. E. B. Wilson erhielt auf diese Weise aus isolierten Blastomeren des Zwei- und Vierzellenstadiums Gastrulae von halber und Viertelgröße, ja in einzelnen Fällen — wahrscheinlich nach nochmaliger vorheriger Teilung der Blastomeren! — Gastrulae von $^1/_8$ Größe (Anat. Anz. Bd. VII. p. 735). Bei dem Versuch, diese auffallende Thatsache zu erklären, weist Wilson auf die Möglichkeit eines regenerativen Vorganges hin, wenn man sich denkt, daß die Regeneration in einem sehr frühen Stadium eintritt; indessen müsse man dann dem Begriff „Regeneration" eine erheblich weitere Ausdehnung geben als bisher.

---

ferenzierung der Zellen und der Kerne vorkommen mögen. So wissen wir z. B. durch Fischel's Versuche an Ctenophoren, daß Verlagerungen der Mikromeren auf sehr frühem Stadium gründliche Verlagerungen der Rippen oder deren Elemente zur Folge haben. (Ergebnisse der Anat. u. Entw. Bd. VIII. 1898. p. 736.)

1) Ueber die Versuche Morgan's und die nachher angezogenen Beobachtungen Chun's wird weiter unten berichtet werden.

In einer späteren Untersuchung teilte E. B. WILSON mit, daß er doch noch aus isolierten Furchungszellen des Amphioxuseies ($^1/_8$ Eizellen) „Teilfurchung" und „Teilblastulae" im Sinne von ROUX (offene Stücke von Blastulae) erhalten habe. Diese Beobachtungen sind deshalb beachtenswert, weil sie zeigen, daß Teilbildungen in den ersten Stadien wenigstens auftreten können, also die Ganzbildung nicht immer sofort eintritt.

Gegen die Auffassung ROUX's, daß die erste Furchung schon eine qualitative Teilung des Eies bewirkt, sind dann noch die Doppelbildungen geltend gemacht worden, die man nach der ersten Furchung aus dem Ei hat entstehen sehen. So beobachtete DRIESCH beim Echinidenei, WILSON beim Ei des Amphioxus, daß Doppelbildungen erhalten werden können, wenn die Blastomeren bei den Experimenten unvollkommen getrennt waren. Da hier nicht der Ort ist, über Mehrfachbildungen zu handeln, sondern uns hier nur die Frage angeht, ob diese Doppelbildungen etwa in Beziehung zur

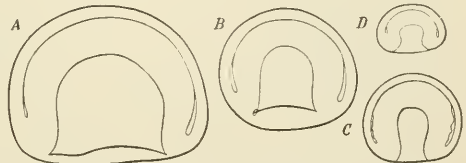


Fig. 22a. Ganze, normale Gastrula des Amphioxuseies.
Fig. 22b. Gastrula von halber Größe, aus einer isolierten Blastomere des Zweizellenstadiums erhalten.
Fig. 22c. Gastrula von $^1/_4$ Größe, aus einer isolierten Zelle des Vierzellenstadiums gezüchtet.
Fig. 22d. Gastrula von $^1/_8$ Größe, aus einer isolierten Zelle des Vierzellenstadiums erhalten. (Vergl. p. 16.)
Alle Figuren nach E. B. WILSON, Anat. Anz., Bd. VII, p. 733.

Postgeneration stehen können, so verweise ich wegen der Mehrfachbildungen selber auf Bd. I, Kap. 4 und erwähne hier nur noch die Entdeckung von O. SCHULTZE über experimentelle Herstellung von Doppelbildungen am Ei des Frosches, weil dieser Forscher direkt die Frage beantwortet hat, ob etwa eine solche Doppelbildung auf regenerativem Wege entstehen könne.

O. SCHULTZE erhielt bei seinen Experimenten am befruchteten Ei von Rana Doppelbildungen mit Hilfe abnormer Gravitationswirkungen, wenn er die befruchteten, zwischen Glasplatten komprimierten Eier nach dem Auftreten der ersten Furche um 180° drehte. Es lieferte dann jede Furchungszelle unter günstigen Umständen einen ganzen Embryo, nicht etwa einen halben, wie man nach den Experimenten von ROUX hätte erwarten können. Während nun W. ROUX in Konsequenz seiner Lehren die Ansicht vertritt, daß solche Doppelbildungen auf postgenerativem Wege entstehen können, sagt O. SCHULTZE: „Von einer ‚Postgeneration' im ROUX'schen Sinne, deren Vorhandensein und Existenzberechtigung ich in den von ROUX beschriebenen Fällen von Rana anerkenne, ist hier keine Rede, und wenn man sich damit zu helfen sucht, daß in den Fällen von DRIESCH, WILSON und mir schon zu Beginn der Entwickelung der Teilprodukte zu einem ganzen Individuum die Postgeneration erwache, so ist das nur kurzlebige theoretische Spekulation" (1894, p. 289).

Die hier besprochenen Versuche wurden in O. HERTWIG's Institut von G. WETZEL mit im wesentlichen gleichem Ergebnis wiederholt (1895).

Auch die HERLITZKA'schen Versuche an Tritoneiern sind hier

zu erwähnen, da ihr Autor sich in einem der Roux'schen Auffassung nicht günstigen Sinne geäußert hat. Schon O. Hertwig hatte den Versuch gemacht, Tritoneier in der Richtung der ersten Furche einzuschnüren, um die Blastomeren zu isolieren und das weitere Verhalten derselben zu studieren. Endres hatte diese Versuche mit dem Erfolge ausgeführt, daß z. B. die im Morulastadium durchtrennten Eihälften sich zu kleinen normalen Embryonen entwickelten. Herlitzka gelang dann die Durchschnürung der Eier nach der ersten Furchung in der Richtung der Teilungsebene durch sterilisierte feine Frauenhaare, so daß ein Rest der Schleimhülle an der Einschnürungsstelle erhalten blieb und beide Blastomeren unverletzt sich weiter entwickeln konnten. So erzielte Herlitzka kleine Ganzbildungen und schließt daraus, daß die Roux-Weismann'sche Theorie vom Nebenidioplasma, die Theorie der organbildenden Keimbezirke und alle ausschließlichen Präformationstheorieen unhaltbar sind und daß im Gegenteil die Entwickelung vorzugsweise als Epigenese betrachtet werden muß, d. h. als die Folge von Differenzierungen, die von einem wahrscheinlich undifferenzierten Material herstammen. Da die ersten Furchungszellen totipotent sind, so hängt vielleicht das Entstehen von Halbbildungen davon ab, daß es hemmende Wirkungen giebt, welche die vollständige Entwickelung aller Fähigkeiten der Blastomeren verhindern. „Die Postgeneration würde nach dieser Auffassung derart erklärt werden, daß die Wirkungen, die auf die vollständige Entwickelung der totipotenten Furchungszelle hemmend thätig sind, eine Zeit lang fortdauern, aber endlich aufgehoben werden“ (p. 367). Diese Versuche am Tritonei hat Herlitzka neuerdings (1901) in der Weise modifiziert, daß er ein Ei im Zweizellenstadium mittels Durchschnürung neben der ersten Furche in zwei ungleiche Teile zerlegte. Jeder Teil erzeugte wieder einen ganzen Embryo, aber der größere Eiteil auch den größeren Embryo. Die Größe des Organismus ist also nach Herlitzka unabhängig von der Masse der Erbsubstanz und des Kernes und nur abhängig von der Quantität des Protoplasmas und Deutoplasmas. Ferner folgert Herlitzka aus diesem Befund eine Abhängigkeit der Leistungen des Kernes von den Dottersubstanzen, schließt sich darin also an Roux an (Ges. Abh., Bd. II, p. 1018).

Die Versuche von Endres und Herlitzka haben eine Bestätigung erfahren durch H. Spemann (1900), der durch Zerschnürung von Tritoneiern im Blastulastadium aus beiden Eihälften ganze Embryonen von halber Größe erhielt. Spemann hat dann durch weitere Versuche dieser Art zweiköpfige Embryonen erzielt, deren Entstehung uns wieder vor die Frage stellt, ob sie durch Postgeneration unter Umdifferenzierung von Zellen zu stande kommt, oder durch direkte Entwickelung aus indifferenten Zellen, denen nach O. Hertwig und Driesch die „Anlagen zum Ganzen“ innewohnen.

Die weiteren Experimente von Spemann lassen es nun allerdings sehr zweifelhaft erscheinen, ob die ersten Blastomeren des Tritoneies stets gleichwertig und totipotent sind. Diese Frage suchte Spemann durch besondere Versuche über die „prospektive Bedeutung“ und die „prospektive Potenz“ der Blastomeren des Zweizellenstadiums zu entscheiden.

Da diese von H. Driesch eingeführten Ausdrücke neuerdings vielfach angewandt werden, so sei bemerkt, daß Driesch unter „prospektiver Potenz" der Blastomeren die Möglichkeit ihrer Schicksale im Entwickelungsverlauf, unter „prospektiver Bedeutung" dagegen ihr wirkliches Schicksal versteht. (Archiv Entw.-Mech. Bd. II, 1895, p. 169. Anal. Th. p. 78.)

Die Experimente über die prospektive Bedeutung der ersten Blastomeren ergaben nun, daß die erste Furchungsebene in der Mehrzahl der Fälle einer queren, oder nach einer späteren [1]) Aeußerung Spemann's einer frontalen Ebene entspricht. in einer immerhin ansehnlichen Minderzahl aber der Medianebene. Diese Verschiedenheit äußerte sich deutlich bei weiteren Versuchen, welche die prospektive Potenz der beiden ersten Blastomeren prüfen sollten.

Bei diesen Versuchen beobachtete Spemann in 3 Fällen nach mäßiger Einschnürung in der Richtung der ersten Furche ohne Bildung eines Extraovats eine völlige Trennung der Blastomeren und sah, daß sich in 2 Fällen jede der beiden Furchungszellen zu einem ganzen Embryo entwickelte, während im 3. Falle nur eine Blastomere einen normalen Embryo lieferte, die andere jedoch ein „ovoides Gebilde" (Endres), welches zwar gastruliert war, aber Medullarplatte und Chorda nicht ausgebildet hatte. Spemann suchte die Ursache darin, daß in diesem Falle wahrscheinlich die erste Furchungsebene eine vordere und hintere, oder auch eine dorsale und ventrale Blastomere voneinander getrennt hat, während in den beiden zuerst erwähnten Fällen die Furchungsebene eine rechte und linke Blastomere schied. Die prospektive Potenz der beiden ersten Furchungszellen ist also nicht immer gleich. Eine Erklärung seiner Versuchsergebnisse kann nach Spemann sowohl die Roux-Weismannsche Hypothese einer qualitativ ungleichen Kernteilung liefern, als auch die von Driesch und O. Hertwig aufgestellte Hypothese, nach welcher erst die späteren Organanlagen bei vielen Eiern nach Ort und Zeit durch den Bau des Eies ausgelöst werden.

Ich teile nun die Beobachtungen mit, welche man für das Vorkommen einer Postgeneration, speciell beim Amphibienei, geltend machen kann.

Dazu gehören vor allen Dingen die Versuche von Endres und Walter. H. Endres machte zuerst in Freiburg i. B. gemeinsam mit H. E. Walter Anstichversuche an den Eiern von R. fusca und setzte dieselben nachher in Breslau an den Eiern von R. esculenta allein fort (1894). Endres und Walter hielten sich bei ihren Arbeiten in allen wesentlichen Punkten an die von W. Roux mitgeteilten Weisungen (Anat. Anz., Bd. IX) und „stellten durch die Ergebnisse ihrer Untersuchungen unzweideutig klar die Existenz von Hemiembryonen und das Vorkommen und den makroskopischen Verlauf der Postgeneration" (1895, p. 50). Nachdem Endres dann seine Beobachtungen durch Versuche an Rana esculenta ergänzt hatte, teilte

1) Durch diese jüngste Darstellung steht Spemann im Einvernehmen mit Kopsch, H. V. Wilson u. A. (Arch. Entw.-Mech. Bd. XV, 1902, p. 448), während auf der anderen Seite W. Roux die von ihm, O. Hertwig und T. H. Morgan vertretene Ansicht rechtfertigt, daß diese Ebene, die bei typischer Entwickelung des Froscheies als zweite Furchungsebene auftritt, quer liegt, also Kopf- und Schwanzteil, nicht Rücken- und Bauchteil, scheidet (s. W. Roux, Arch. Entw.-Mech. Bd. XIV, 1902, p. 606).

er die Resultate seiner Arbeiten im Zusammenhang mit. Durch dieselben wurden nach Endres' Darstellung kurz gesagt alle wesentlichen Beobachtungen und Schlüsse von W. Roux bestätigt: die Hemiembryonen, die qualitative Ungleichheit der beiden ersten Furchungszellen, die Postgeneration, die Notwendigkeit einer

Fig. 23.

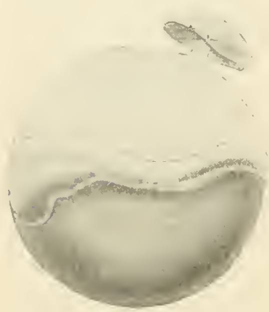


Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26a.



Fig. 26b.

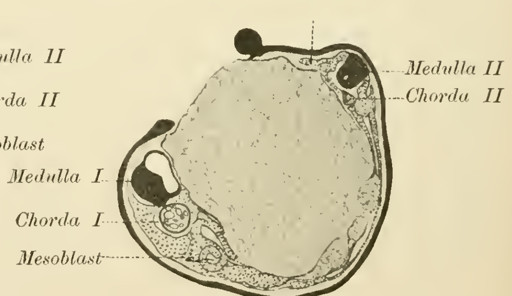


Fig. 23—25. Hemiembryo sinister: F. von Rana fusca nach H. Endres und H. E. Walter. Durch Zerstörung der rechten Blastomere des Zweizellenstadiums erhalten.

Fig. 23. Cranio-laterale Ansicht des Hemiembryo. Der mediale Rand des linken Medullarwulstes stößt an erstarrte Dottermassen. Die Anlage des Kiemenwulstes beginnt sichtbar zu werden. Der Ektoblast ist auf die linke Hemisphäre beschränkt. Oben ein gestieltes Extraovat, welches nicht mehr dem Eiganzen selbst anhaftet und deshalb hier, wie auf den folgenden Figuren, in seiner Beziehung zum Eiganzen öfters verschoben ist.

Fig. 24 ($^3/_4$ Stunde später) zeigt den postgenerierten, noch sehr flachen rechtsseitigen Medullarwulst, der um seine vertikale Achse (im Bilde!) gedrehten Eier. Caudal rankt sich die unpaare Schwanzknospe empor. Das ganze Gebilde ist eine Asyntaxia medullaris (Roux).

Fig. 25. Es erhebt sich bereits mit weiterhin zunehmender Deutlichkeit der Kopfteil des rechtsseitigen Medullarwulstes. Die beiderseitigen Medullarwülste stehen nur durch den queren Gehirnwulst in Verbindung.

Fig. 26a—b zeigen 2 Querschnitte durch denselben Hemiembryo, der mehrere Stunden nach dem in Fig. 24 gezeichneten Stadium der postgenerativen Ausbildung fixiert wurde. Die Schnitte wurden mit dem His'schen Embryographen bei 15-facher Vergrößerung gezeichnet. Die Reihenfolge der Schnitte, von denen hier 2 (Fig. 12 und 13 bei Endres) gezeichnet sind, ist kopf—schwanzwärts; ihre Darstellung ist so gewählt, daß „rechts und links" des Beschauers in paralleler Projektion auch für die Skizzen gelten. Die wichtigsten Organe sind in den Figuren selber bezeichnet. (Endres und Walter, 1895, p. 43 ff., Taf. VI—VII.)

Unterscheidung zwischen typischer, direkter und atypischer, indirekter oder regenerativer Entwickelung und die Möglichkeit der Entstehung von Doppelmißbildungen durch Postgeneration. Demgemäß erklärt er sich für die Lehre einer Mosaikarbeit der Blastomeren im Sinne Roux's, für das Prinzip der organbildenden Keimbezirke nach His und für Weismann's Theorie der Lokalisation der Organanlagen im Ei.

Ich selber habe den Roux'schen Fundamentalversuch am Ei von Siredon pisciformis (Axolotl) erfolgreich ausgeführt. Von 4 Eiern, bei denen durch Anstich mit einem Keilmesserchen eine der beiden ersten Furchungszellen zerstört war, gingen 3 zu Grunde, aus dem 4. entwickelte sich ein Hemiembryo dexter. Auch habe ich mich bei meinen Anstichversuchen am Axolotlei durch wiederholte Beobachtungen überzeugt, daß Halbbildungen mit einem Medullarwulst sich über Nacht soweit postgeneriert hatten, daß keine Halbbildungen mehr vorlagen, sondern Mittelbildungen entstanden waren, bei welchen die Nachbildung des anderen Medullarwulstes im Werke war.

Am Schlusse dieser Uebersicht ist dann der Versuche von Morgan an den Eiern von Rana esculenta zu gedenken, deren überraschendes Ergebnis in gewisser Beziehung den Schlüssel zur Erklärung der verschiedenen Versuchsresultate von W. Roux und O. Hertwig liefert.

Morgan tötete nach Roux's Methode eine der beiden ersten Blastomeren des Froscheies und erzielte eine willkürliche Herstellung von Halb- oder Ganzembryonen in folgender Weise.

Er erhielt Halbembryonen (Roux), an denen nur die rechte oder linke Seite entwickelt war, wenn nach der Operation der schwarze Pol nach oben gerichtet war. Ganze Embryonen von halber Größe (O. Hertwig) wurden dagegen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle erzielt, wenn der weiße Pol der Eier nach der Operation oben lag.

Außer den hier mitgeteilten Versuchen an Amphibien- und Amphioxuseiern wurden zahlreiche entsprechende Experimente an den Eiern wirbelloser Tiere angestellt, die zwar nicht direkt diesem Kapitel angehören, die aber den ganzen Umfang der vorliegenden Streitfrage kennzeichnen. Chabry hatte (1887) mittels besonderen Apparates eine der beiden ersten Blastomeren des Ascidieneies zerstört und die Entwickelung der überlebenden zu einem Gebilde beobachtet, welches er als demi-individu bezeichnete, weil ihm bestimmte wichtige Organe (Haftpapille, eine Atrieneinstülpung, Otolith) fehlten. Seiner Darstellung entsprechend deuteten Roux und ich die Chabry'schen Larven als Halbbildungen, die freilich bald postgeneriert werden. Driesch, O. Hertwig und Weismann legten dagegen die Versuchsergebnisse so aus, daß Chabry thatsächlich ganze Embryonen von halber Größe erhalten habe, denen nur Organe von „minderer Bedeutung" (Driesch) fehlten. Später schloß sich R. S. Bergh der Deutung von Roux und mir an. Darauf unterwarf Driesch die Experimente Chabry's mit einer anderen Methode (Schütteln) einer Nachprüfung an den Eiern einer anderen Ascidie (Phallusia mammillata) und fand, daß niemals Teilembryonen, sondern stets ganze Embryonen von geringerer Größe entstanden, denen allerdings (meist) gewisse Organe von minderer Bedeutung (Otolith, ein Haftorgan) fehlten (1895).

Ferner hatte Chun (1892) bei der Furchung von Eucharis die beiden ersten Blastomeren durch Schütteln getrennt und Halblarven mit 4

Rippen, 2 Entodermsäckchen und einem Tentakelapparat erhalten. Als er darauf im pelagischen Auftrieb Halblarven von Bolina hydatina mit reifen Geschlechtsprodukten in den beiden Subventralgefäßen fand und Larven von Bolina traf, welche nicht nur die 4 Rippengefäße und Rippen einer Halblarve wohl ausgebildet hatten, sondern außerdem noch die anderen 4 Rippengefäße und Rippen in unvollkommener Entwickelung zeigten, so zog er aus diesen Beobachtungen den Schluß, daß diese Larven als Halbbildungen aufzufassen seien, die im Begriff sind, die fehlende Hälfte durch Postgeneration herzustellen. — Die Beobachtungen Chun's wurden dann durch die Versuche von Driesch und Morgan (1895), von Fischel (1896) und H. E. Ziegler (1898) insofern bestätigt, als alle Experimentatoren aus isolierten Blastomeren des Ctenophoreneies Halbbildungen, bezw. Teilbildungen erhielten. Dagegen wurde eine Postgeneration der fehlenden Körperhälfte von diesen Autoren nicht beobachtet. Fischel bemerkt aber dazu ausdrücklich, daß er den positiven Angaben Chun's gegenüber seine negativen Resultate nicht ins Treffen führen will.

Zoja (1894) erhielt aus isolierten Blastomeren von Meduseneiern kleine Ganzbildungen. Aus mit der Nadel isolierten Blastomeren eines Seeigels (Strongylocentrotus lividus) aber entstanden nach typischer Halbfurchung Semimorulae, während Driesch bei Anwendung der Schüttelmethode an dem derselben Familie angehörigen Sphaerechinus stets sogleich eine ganze Morula aus einer der beiden ersten isolierten Blastomeren entstehen sah. Es ist also wohl, wie Roux bemerkt, die Methode der Isolierung nicht ohne Bedeutung für die Entstehung von Halb- und Ganzbildungen, da sie die Anordnung der Dottersubstanzen und damit die Richtung der ersten Spindel und die Qualität der ersten Kernteilung verschieden beeinflussen kann. — Zoja nahm an, daß seine kleinen Ganzembryonen (Medusen) ohne Regenerationsvorgänge aus den isolierten Blastomeren entstanden.

Weiter erhielt Loeb (1895) Doppelbildungen aus Eiern von Seeigeln nach Zusatz von destilliertem Wasser, wenn durch übermäßige osmotische Druckdifferenz zwischen Eiinhalt und umgebender Flüssigkeit das Volum des Eies durch Wasseraufnahme zu groß wurde und die Eimembran platzte. Blieb der dabei austretende Teil des Protoplasmas — das Extraovat — mit dem Ei im Zusammenhang, so konnte es zur Doppelbildung kommen. Die Ursache derselben sieht Loeb in einer „Spaltung des Keimes“, spricht sich aber nicht darüber aus, ob er die Entwickelung dieser Spaltungshälften dem typischen oder dem regenerativen Entwickelungsmodus beimißt. Gerade bei den Loebschen Experimenten liegt aber der Gedanke einer postgenerativen Ausbildung des Extraovats, sowie des Eirestes sehr nahe, wie ich schon an anderer Stelle (1894, p. 488) dargelegt habe.

Daß auch kleine Eiteile noch kleine Ganzembryonen liefern können, zeigen die Versuche von Boveri (1889) und Morgan (1895), die neuerdings von Driesch einer Revision unterzogen wurden (1900). Wenn unter „Keimwert“ der Bruchteil des Eies verstanden wird, den die Partiallarven ihrer Herkunft nach repräsentieren, so ist „der Keimwert $^1/_4$ (nicht $^1/_{20}$!) auch nach den Befunden Boveri's die Grenze der Pluteusbildung, der Keimwert $^1/_{16}$ (nicht $^1/_{40}$!) nach denen Morgan's die provisorische Grenze der Gastrulation“ (Driesch 1900). Nach Driesch vermögen sogar noch $^1/_{32}$ Blastomeren zu gastrulieren (1902). Auch Fragmente der Blastulawandung können noch, wie Driesch zeigte, Gastrulae

bilden; die Zahl der Zellen in solchen Gastrulis steht im Verhältnis zur Größe der Fragmente.

Von besonderer Wichtigkeit ist sodann die experimentelle Untersuchung von H. E. Crampton (1896) über die Entwickelung des Gastropodeneies und seiner isolierten Blastomeren. Das Ergebnis lautet: „Isolierte erste Blastomeren der Schnecke Ilyanassa obsoleta (auch der Gattungen Urosalpinx und Anachis) vollziehen unter sonst normalen Umständen als Regel eine typische Teilentwickelung im Sinne Roux's, d. h. jedes Blastomer entwickelt sich, als wenn der fehlende Teil des Embryo vorhanden wäre. Postgeneration des fehlenden Teiles findet nicht statt; daher wird niemals von einem Teil des Eies ein ganzer Embryo von kleinerer Größe gebildet." Nach Entfernung des Dotterlappens blieb die Mesoblastbildung aus.

Nachdem ich hiermit die wesentlichen Beobachtungen über die Experimente am sich entwickelnden Ei, die man für oder gegen die „Postgeneration" geltend gemacht hat, zusammengestellt habe, versuche ich es nunmehr, durch zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse zu einem Urteil zu gelangen. Daß dieses Urteil nur meine persönliche Anschauung wiedergeben kann, brauche ich nicht zu begründen. da bei dem herrschenden Widerstreit der Meinungen ein anderes Urteil nicht möglich ist.

Es ist eine allseitig, auch von Gegnern Roux's, anerkannte Thatsache, daß isolierte Blastomeren mancher Eier sich selbständig in einer Weise weiter entwickeln, als wären sie noch im Zusammenhange mit dem ganzen Ei; auf diese Weise können Halbbildungen, Viertelbildungen und überhaupt Teilbildungen entstehen (W. Roux). Die Blastomeren solcher Eier sind also für die direkte Entwickelung spezifiziert, ihre morphogenetische Leistung ist durch „Selbstdifferenzierung" bestimmt, und die Entwickelung derartiger Eier in frühen Stadien ist „Mosaikarbeit" (Roux). In den Teilen (Blastomeren) solcher Eier sind also die Anlagen nach dem Prinzip der „organbildenden Keimbezirke" (His) verteilt, weshalb Conclin diese Art Furchung als „determiniert" bezeichnet (Eier von Anneliden und Mollusken).

Ferner hat sich aus den Versuchen — hauptsächlich von H. Driesch — ergeben, daß isolierte Blastomeren vieler anderen Eier — z. B. der meisten Cnidarien, Echinodermen und Vertebraten — sogleich ganze Embryonen von entsprechend geringerer Größe bilden (Eier mit „nicht determinirter Furchung", Conclin).

Endlich ist festgestellt, daß einzelne Blastomeren gewisser Eier — von Seeigeln, Amphioxus und Rana — Teilembyonen oder auch kleine Ganzembryonen hervorzubringen vermögen. Die Bedingungen für dieses verschiedene Verhalten sind erst bei Froscheiern (Morgan) näher bekannt.

Zur Erklärung für diese sehr verschiedenen morphologischen Leistungen der Eiteile haben Roux, O. Hertwig und H. Driesch Hypothesen aufgestellt, die ich oben schon ausführlich mitgeteilt habe und die ich hier nur kurz miteinander vergleiche.

W. Roux hat zur Erklärung der vorliegenden Thatsachen die gewöhnliche typische Entwickelung von der atypischen, regenerativen Entwickelung, die nach Störungen und Herstellung von Defekten am Ei eintritt, unterschieden. Jede dieser Leistungen ist

wahrscheinlich an ein besonderes Material — Idioplasson — in den Furchungszellen gebunden, eine Ansicht, die gleichzeitig und unabhängig auch von Weismann ausgesprochen wurde. Dasjenige Idioplasson, welches die typische Entwickelung bestimmt, ist in den verschiedenen Blastomeren specifisch verschieden, während das Material, durch dessen Thätigkeit die atypische Entwickelung, die Postgeneration, verursacht wird, „das Reserveidioplasson", in den 4 ersten Furchungskugeln gleich vermögend und zwar totipotent ist. Wird in einer isolierten ersten Blastomere das Reserveidioplasson sofort in Thätigkeit gesetzt, so entsteht aus ihr sogleich ein kleiner Ganzembryo (Eier des Amphioxus, der Echiniden, Medusen); wird es erst später aktiviert, so wird die zunächst entstandene Halbbildung unter günstigen Bedingungen später zu einer Ganzbildung postgeneriert. Als das Hauptdepot für das Idioplasson sieht Roux den Kern an, von welchem aus dasselbe vielleicht nach Bedarf in den Zellleib übertritt. Indessen hat auch die Anordnung der Zellleibsubstanzen Einfluß auf den Kern und auf die verschiedene Entwickelung isolierter erster Blastomeren (1885, 1895).

Nach O. Hertwig ist dagegen die „Postgeneration" nicht vorhanden und auch vollkommen überflüssig. Isolierte Zellen der 2-, 4-, 8- und sogar der 16-geteilten Eier mancher Tiere liefern sogleich kleine Ganzbildungen, folglich verhalten sie sich wie das ganze Ei, und der ganze Vorgang entspricht der typischen Entwickelung des Eies selber an einem kleineren Material.

Auf Grund seiner Anschauungen hat es O. Hertwig also leicht, die nach Störungen eintretenden Entwickelungsvorgänge, durch welche aus isolierten Blastomeren sogleich kleine Ganzbildungen entstehen, zu erklären. Dagegen ist es nach diesen Anschauungen schwer, das Vorkommen der Halbbildungen und Teilbildungen zu verstehen, da sie beweisen, daß doch bei manchen Eiern die Blastomeren nicht mehr die Anlagen des Ganzen enthalten[1]) oder jedenfalls das „Ganze" nicht mehr zu bilden vermögen, sondern auf die Entwickelung zu „Teilen der Ganzen" spezifizirt sind. O. Hertwig erkennt demgemäß echte Halb- und Teilbildungen aus isolierten ersten Blastomeren nicht an.

Aber das wirkliche Vorkommen echter Halbbildungen ist nicht zu bezweifeln und wird selbst von H. Driesch, einem sehr entschiedenen Gegner der Roux'schen Lehren, anerkannt. Nach Driesch liefern isolierte Blastomeren der ersten Stadien Halb- und Viertelembryonen, wenn eine Regulierbarkeit der Eiplasma-Organi-

1) Es wurde oben (p. 15) nach O. Hertwig's eigenen Worten dargethan, daß nach ihm jeder Elementarteil der Eier die Anlage zum Ganzen enthält. Diese Ansicht läßt sich nur begründen durch die Entwickelung isolierter Blastomeren zu kleinen Ganzembryonen, also bei derjenigen Entwickelung, die nach Störungen der Anordnung oder Defekten der Blastomeren eintritt. Andererseits erklärt O. Hertwig, daß die einzelne Furchungszelle mit anderen Blastomeren zu einer bestimmten Embryonalform verbunden, nicht „auf ein Ganzes eingestellt", sondern Teil eines sich entwickelnden Systems sei, in welchem ihre Verwendung in jedem Stadium der Entwickelung vom Ganzen aus bestimmt werde (Mechanik und Biologie, p. 205). Dies würde das Verhalten der Blastomeren bei ungestörter Entwickelung sein. Mir scheint demgemäß, daß O. Hertwig einer Unterscheidung zwischen typischer und atypischer regulatorischer Entwickelung, wie sie W. Roux getroffen hat, nicht sehr fern steht. (Vergl. Roux, Ges. Abt., Bd. II, p. 1006 Anmerk.)

sation[1]) zum Ganzen fehlt, wie z. B. beim Ei der Ctenophoren (Chun) und der Schnecken (Crampton). In anderen Fällen kann die Organisation des Eiplasmas nach Störungen in irgend einem Moment vor Beginn der eigentlichen Differenzierungsentwickelung zum Ganzen reguliert werden, wie die Entstehung kleiner Ganzembryonen aus isolierten Blastomeren mancher Eier (Echiniden, Medusen) beweist. Beim Froschei besteht eine fakultative Regulierbarkeit des Eiplasmas zum Ganzen, wie die Versuche Morgan's beweisen. In Roux's Versuch entwickelte sich nur wegen des Erhaltenbleibens der Halborganisation des Plasmas ein halber Frosch. Dieser „halbe" Frosch nun bleibt nach Driesch „halb"; eine Ergänzung zum Ganzembryo durch Postgeneration ist nach Driesch's Meinung nicht bewiesen. (Resultate und Probleme etc., p. 730.)

Hieraus ist zunächst zu entnehmen, daß Driesch im Gegensatz zu O. Hertwig die Möglichkeit einer Entstehung von Halbbildungen aus einzelnen Blastomeren des Froscheies anerkennt und in diesem Punkte auf der Seite von Roux, Endres, Morgan und K. Ziegler steht. Mir scheint in der That, daß diese Auffassung die den Thatsachen allein entsprechende ist. O. Hertwig deutet zwar die von ihm durch Operation am zweigeteilten Froschei erzielten Mißbildungen als „annähernd normale Embryonen", die nur „mit Defekten an untergeordneten Körpergegenden" versehen sind, aber er hat in Taf. XLIII, Fig. 1 seiner betreffenden Untersuchung (s. oben Fig. 13) den Querschnitt eines Froschembryo dargestellt, den ich mit Roux für einen richtigen „Hemiembryo lateralis" halte, weil er nur den linken Medullarwulst, das linke Mesoderm und die linke Darmhöhle enthält; ventral nach rechts zu zeigt das Ektoderm eine Ausbreitung, die Roux als Postgeneration auffaßt. O. Hertwig giebt zu, daß man dieser Mißbildung nach Roux den Namen eines Hemiembryo lateralis geben könne. Er hat sie außerordentlich selten erhalten und erklärt ihre Entstehung so, daß sich auf der nicht organisierten Eihälfte ein Urmundrand nicht ausgebildet hatte, weil die zerstörte Dottermasse sich weit über die Gegend hinaus erstreckt, in welcher ein Abschnitt des Urmundringes hätte entstehen müssen. Gegen diesen Versuch von O. Hertwig, die Hemiembryonen als Asyntaxien, also Embryonen mit offen bleibendem Urmund und entsprechender Nichtvereinigung der Medullaranlage anzusehen, erhebt Roux den Einwand, daß ja gerade die eine Hälfte der Medullaranlage ganz fehlt und der angelegte Teil des Urmundringes sich trotzdem selbständig in Chorda und halbe Medullarplatte weiter differenziert (1897, p. 319).

Ich halte also die Existenz der Hemiembryonen mit Roux, Endres, Driesch, Morgan und K. Ziegler für bewiesen.

Driesch stimmt aber andererseits mit O. Hertwig darin überein, daß er eine Postgeneration weder bei Wirbellosen noch bei Wirbeltieren anerkennt.

Was die Wirbellosen anbetrifft, so sahen wir, daß Chun bei den halben Ctenophorenlarven postgenerative Bildungen (Geschlechtsorgane,

---

1) Driesch macht die Organisation des Eiplasmas auch verantwortlich für die Ortsbestimmung der ersten Differenzierungen (speciell beim Echinidenei), während er im Gegensatz zu W. Roux den Kernen irgend eine Verschiedenheit nicht zuschreibt. Die atypische, bei morphologischen Störungen auftretende Entwickelung rechnet Driesch mit zur normalen Entwickelung. (Resultate und Probleme, 1898, p. 729 ff.)

Rippen) beschrieben hat, während Driesch und Fischel keine Postgeneration beobachteten. Man wird jedenfalls vorläufig den positiven Angaben Chun's im Anschluß an Fischel mehr Gewicht beilegen dürfen, als den entgegenstehenden negativen.

Bei den Wirbeltieren kommen hier Amphioxus und Rana in Betracht. Isolierte erste Blastomeren ihrer Eier können sogleich kleine Ganzembryonen oder Halbembryonen liefern, und man hat die Wahl, ob man zur Erklärung dieser Bildungen die Hypothese von Roux oder die von O. Hertwig und Driesch annehmen will. Die Hypothese von Roux ist in allen Fällen zur Erklärung ausreichend, während bei Annahme einer erbgleichen Kern- und Zellteilung nach O. Hertwig und der Hypothese eines durch die Furchung (des Echinideneies) gelieferten „äquipotentiellen Systems" nach Driesch die Schwierigkeit übrig bleibt, wie man sich die bei fortschreitender Entwickelung thatsächlich auftretende Verschiedenheit der Embryonalteile erklären soll.

Dieser Schwierigkeit trägt Driesch neuerdings Rechnung, indem er feststellt, daß „ein völlig homogenes System sich nicht aus sich selbst typisch-ungleich verändern" kann (Resultate und Probleme, p. 729). Deshalb macht er für die Ortsbestimmung der ersten Differenzierungen die Organisation des Eiplasmas verantwortlich. Da hierdurch aber wieder die Schwierigkeit entsteht, die Bildung kleiner Ganzbildungen aus isolierten Blastomeren zu erklären, so bedarf Driesch einer weiteren Hypothese, nämlich der Annahme, daß die Eiplasma-Organisation „nach Störungen in irgend einem Moment vor Beginn der eigentlichen Differenzierungsentwickelung zum Ganzen reguliert werden kann". (A. a. O. p. 729; man vergleiche dazu die Hypothese von Samassa p. 31.)

Auch O. Hertwig hat sich bemüht, dieses Hindernis zu beseitigen. Vergl. Mechanik und Biologie, p. 205—206, und meine Anmerkung p. 24.

Wie aber steht es nun mit den von Roux beschriebenen Vorgängen der Postgeneration? Sie sind sowohl von O. Hertwig, als auch von Driesch und Kurt Ziegler verneint worden.

Ein Versuch, die Mitteilungen von O. Hertwig mit denjenigen von Roux in Einklang zu bringen, muß als aussichtslos aufgegeben werden. Ich selber habe in dieser Streitfrage für die Postgeneration Stellung genommen, weil ich bei meinen Studien über die Regeneration der Keimblätter des Amphibieneies postgenerative Vorgänge beobachtet habe. O. Hertwig hat bei seinen Experimenten aus Eiern mit ganz oder teilweise zerstörter erster Teilhälfte annähernd normale ganze Embryonen erhalten, die nur mit Defekten an untergeordneten Körpergegenden versehen waren und sich nach denselben Gesetzen gebildet hatten, wie sie die Entwickelung aus einem normalen Ei beherrschen. Diese Beobachtungen sucht Roux so zu erklären, daß bei den Experimenten die eine Furchungskugel nicht ganz ausgeschaltet war, so daß thatsächlich keine Halbeibildung, sondern eine gestörte Ganzeibildung vorlag, was von O. Hertwig freilich bestritten wird.

Den Einwand, daß die operierte Furchungskugel nicht ganz tot gewesen sei, hat auch Driesch gegen die Versuchsergebnisse von Roux und Endres erhoben, da die von ihm bei den Morganschen Versuchen beobachteten Hemiembryonen des Frosches niemals

Postgeneration gezeigt haben. Dieser Einwand scheint mir aus folgenden Gründen nicht berechtigt zu sein:

1) Roux betont ganz besonders, daß er eine der beiden Zellen ganz zu töten gesucht habe und daß dieser analytische Versuch oft recht gut gelang. Daß er thatsächlich oft gelang, zeigten die von Roux in Wiesbaden (1887), in Wien (1892) und in Halle (1902) demonstrierten reinen Hemiembryonen mit anhaftender nicht organisierter Eihälfte. Der „Tod" derselben ist daraus zu erschließen, daß der Dotter dieser ganzen Eihälfte zersetzt und gar nicht in Zellen zerlegt war.

2) Noch schlagender beweisen dies die von Roux in Wien demonstrierten Halbei-Ganzbildungen, bei welchen das Plus an Oberflächenepithel sich auf der Grenze zwischen der lebenden und der toten Eihälfte befand, während es sich an O. Hertwig's Defektbildungen auf der äußeren Oberfläche der operierten Eihälfte findet. Es gelang Roux nämlich, aus zuerst entstandenen Halbbildungen (Semigastrulae, häufiger Hemiembryonen) durch Postgeneration ganz ohne Verwendung von Material der anderen Eihälfte nachträglich ganze Embryonen entstehen zu lassen, indem er die Halbbildungen mit der Pincette etwas drückte, um die Berührung derselben mit der toten Eihälfte zu lösen (II, p. 797). Es wölbten sich dann die Randteile der Halbbildungen gegen einander unter Wachstum des äußeren, später auch des mittleren Keimblattes, und vom Kopfteil der Semimedulla ging eine Postgeneration der fehlenden Hälfte aus. Dieser schöne Versuch beweist nicht nur die Entstehung einer Halbbildung, sondern auch ihre Postgeneration zur Ganzbildung ohne jegliche Beteiligung der anderen Eihälfte [1]).

3) Auch Endres betont, daß er unter den operierten Eiern diejenigen ausgesucht habe, welche die meiste Garantie dafür boten, daß durch den Anstich die eine Furchungszelle in ihrer physiologischen Wertigkeit auch ganz vernichtet wurde, was aus der spät erfolgenden Ektoblastüberhäutung der operierten Zelle zu erschließen ist. In der von mir wiedergegebenen Abbildung (Fig. 22—26) seines Hemiembryo sinister F sieht man die „erstarrte Dottermasse" der operierten Eihälfte, und der „Ektoblast ist nach wie vor auf die linke Eihälfte beschränkt". Daraus wird man wohl schließen dürfen, daß die operierte Eihälfte „tot" war [2]). $^3/_4$ Stunde später begann dann die Postgeneration des zweiten Medullarwulstes im engsten Anschluß an den primären Rückenwulst.

Man kann hier nun die Frage aufwerfen, warum denn Morgan und Driesch bei den von Morgan erzielten Hemiembryonen des Frosches keine Postgeneration beobachtet haben. Es läßt sich nur vermuten, daß die Bedingungen dazu nicht vorhanden waren. So hat Roux gefunden, daß Froscheier, die durch verzögerte Laichung

1) O. Hertwig ist der Meinung, daß in diesen Fällen sich aus dem halben Ei ein ganzer Embryo auf direktem Wege gebildet habe (1893, p. 784).

2) Daß es sehr schwer oder unmöglich ist, von vornherein den Tod der operierten Blastomere festzustellen, erkennen alle Experimentatoren (Roux, O. Hertwig, Endres, Samassa) an; man kann ihn nur aus dem weiteren Verhalten des Eies erschließen. Bildet sich ein Halbembryo, so ist diese Thatsache sicher geeignet, den Schluß auf „Tod" der operierten Hälfte zu gestatten. Ist das aber nicht der Fall, so fehlt das sicherste Kriterium des Todes.

oder gegen Ende der Laichperiode erhalten wurden, zwar leichter Hemiembryonen liefern als andere, daß sie aber viel später postgenerieren (II, 954). Auch beobachtete er, daß von 5 Hemiembryonen nur einer Postgeneration vollzog, während die anderen abstarben. Man darf also aus dem Ausbleiben der Postgeneration in einer Anzahl von Fällen nicht schließen, daß sie überhaupt nicht existiert.

Lebhaften Widerspruch haben sodann die von Roux ausführlich beschriebenen Vorgänge der Reorganisation der toten Eihälfte bei O. Hertwig und K. Ziegler erfahren. Was das Thatsächliche betrifft, so hat zwar O. Hertwig die Angaben von Roux in mehreren Punkten bestätigt: daß, während die gesunde Eihälfte sich weiter entwickelt, die beschädigte ein sehr verschiedenes Verhalten zeigt, daß sie bald ganz ungeteilt bleibt, bald nachträglich noch teilweise in Zellen zerlegt wird, daß in der ungeteilten Dottermasse Vakuolen und Kerne, sowie vereinzelte, gut abgegrenzte Zellen gefunden werden, und daß endlich bei weiter entwickelten Embryonen eine Umwachsung nach dem dritten Modus von Roux stattfindet. Dagegen empfiehlt O. Hertwig, den von Roux gebrauchten Ausdruck „einer Wiederbelebung der abgetöteten Eihälfte“ durch die Bezeichnung „vollkommene oder teilweise Reorganisation der geschädigten Eihälfte“ zu ersetzen, und läßt im Gegensatz zu Roux den Kern der verletzten Zelle bei der Reorganisation die größte Rolle spielen, während Roux auf die Einwanderung von Kernen der entwickelten in die geschädigte Eihälfte den Schwerpunkt gelegt hat. Während von O. Hertwig eine solche Einwanderung nicht ganz in Abrede gestellt wird, erklärt K. Ziegler sie als nicht nachweisbar.

Ganz prinzipiell bekämpfen aber O. Hertwig und K. Ziegler die Auffassung Roux's über die Verwendung des nachträglich cellulierten Materials zum Ersatz der unentwickelten Körperhälfte. Sie verwerfen die Annahme, daß das bloße Anstoßen z. B. an Ektodermzellen die Zellen der operierten Eihälfte bestimmen soll, sich ebenfalls zu Ektodermzellen auszugestalten. K. Ziegler stimmt zwar Roux darin bei, daß in gewissen Fällen „vollkommene Postgeneration unter bloß teilweiser Verwendung von Dotter der anderen Hälfte vorkommt“, nimmt aber an, daß auch hierbei keine echte „Postgeneration“ durch Umdifferenzierung schon differenzierten Materials, sondern echte „Regeneration“ durch Proliferation von Zellen eintritt.

Gegen die postgenerative Umdifferenzierung junger Embryonalzellen hatte ursprünglich auch A. Weismann Stellung genommen, hat aber neuerdings seinen Widerspruch fallen lassen und die Postgeneration als „nicht mehr zu bezweifeln“ anerkannt (II, p. 465). Der Widerspruch Weismann's, der als reiner Evolutionist die qualitative Sonderung des Keimmaterials in den Furchungszellen voraussetzen muß, war in diesem Falle begreiflicher als der von O. Hertwig, nach dessen Hypothese jede Zelle die Anlage zum Ganzen enthält und dem deshalb die leichte Umwandlung einer Zellart in eine andere willkommen sein könnte. Man kann indessen zugeben, daß diese Umwandlung ein Rätsel ist, dessen Lösung einer der gangbaren Hypothesen (Reserve-Idioplasson von Roux-Weismann, oder Uebertragung der Totalität der Anlagen von O. Hertwig-Driesch) zugewiesen werden kann.

Daß aber eine solche Umdifferenzierung sehr junger Zellen durch

die Wirkung schon weiter differenzierter Zellen der Nachbarschaft vorkommen kann, beweisen die Beobachtungen von Roux und Endres bei der nachträglichen Bildung der zweiten Embryonalhälfte, meine eigenen über die Postgeneration der Keimblätter bei Amphibien und die von Kopsch über Postgeneration des Mesoderms bei Forellenembryonen. Auch haben diese Beobachtungen ein Seitenstück in der regenerativen Umwandlung kleiner Teilstücke von Hydra grisea zu Hohlkugeln (Nussbaum), in den Vorgängen der „Morphallaxis" (Morgan), durch welche Teilstücke von Planarien ohne Zellvermehrung lediglich durch Umarbeitung des alten Materials in einen entsprechend kleineren ganzen Organismus umgewandelt werden, in den Wachstums- und Umdifferenzierungsregulationen bei der Restitution der Ascidien vom Kiemenkorb aus (Driesch) u. A.

Freilich scheint beim Embryo diese Fähigkeit der Umdifferenzierung einer Zellart in eine andere sehr bald eine Grenze zu finden. Denn ich habe gerade auch bei Rana gefunden, daß die Zellen der ausgebildeten Keimblätter ihre Eigenart hartnäckig festhalten und sich nicht in Zellen eines anderen Keimblattes umwandeln. Darüber berichte ich im nächsten Kapitel.

Zum Schluß ist dann noch die Frage zu erörtern, ob etwa durch Postgeneration auch Doppelbildungen entstehen können. Während O. Schultze, wie wir sahen, diese Frage verneint, A. Rauber in seiner Radiationstheorie die Mehrfachbildungen von mehrfachen Anlagen ableitet, J. Loeb die Entstehung seiner Doppelembryonen am Seeigelei einer „Spaltung des Keimes" zuschreibt, und H. Driesch allgemein annimmt, daß in solchen Fällen, durch irgend welche Umstände bedingt, die Entwickelung von einem bestimmten Punkte an doppelt verläuft, hat Roux die Ansicht vertreten, daß durch Postgeneration allerdings Doppelembryonen erzeugt werden können. So erhielt er durch Operation des Froscheies nach Bildung der ersten Furche Extraovate, die sich zwar meist nicht, in wenigen Fällen aber wohl entwickelten und von welchen das höchstentwickelte sogar eine Entwickelungsstufe darstellte, die der Gastrula in den wesentlichsten Punkten entsprach (I, p. 540). In ähnlicher Weise erhielt ich durch Operation jüngerer Stadien hauptsächlich des Axolotleies, vom Vierzellenstadium bis zur Blastula, in günstigen Fällen Extraovate, die eine eigentümliche postgenerative Entwickelung durchmachten und einer Gastrula sehr ähnlich waren; weiter ging freilich die Entwickelung nicht (IV, p. 325; s. Fig. 27). Daß man auch die von Loeb beobachtete Entwickelung des Extraovates am Echinidenei zu einem Embryo (der Doppelbildung) als durch Postgeneration hergestellt auffassen kann, wurde schon früher bemerkt.

Die Möglichkeit einer Entstehung von Doppelbildungen ist nach Roux ferner gegeben bei einer unvollkommenen oder ganz ausgebliebenen Vereinigung der beiden Medullarwülste (Asyntaxia medullaris totalis, bezw. partialis). Jede Antimere könnte in dem Dotter unter Umwandlung desselben, räumlich succesive fortschreitend so weit ein Stück der anderen Hälfte postgenerieren, bis beide Bildungen in der Medianebene des ganzen Eies zusammenstoßen. Wir erhielten dann auf sekundäre Weise unvollkommene Doppelbildungen (Duplicitas dorsalis). Diese Möglichkeit einer Entstehung von Doppelbildungen wurde von F. Klaussner anerkannt und von Endres experimentell als richtig erwiesen, indem er aus einem Hemiembryo dexter eine

Duplicitas partialis (H. 1 und 2) zog und an dem zu einer Asyntaxia medullaris postgenerierten Hemiembryo sinister F (s. Fig. 22—26) die Entwickelung einer Doppelmißbildung verfolgte.

Ob die Verdoppelung des Triton-Vorderendes, die Spemann durch mediane Einschnürung des Embryo nach Ablauf der Gastrulation erreicht hat, durch Postgeneration zu Stande kommt, bleibt zu untersuchen (Arch. Entw.-Mech. Bd. XV, 1902).

Die von O. Schultze experimentell erzeugten Doppelbildungen von Rana erklärt Roux seiner Anschauung entsprechend. Während O. Schultze die Ursache dieser Bildungen in einer Teilung des noch undifferenzierten Keimmaterials durch die Schwerkraft sieht, sucht Roux die Ursache in der nach Umkehrung der Eier durch die Schwere bedingten neuen Anordnung der ungleich specifisch schweren Dottersubstanzen, durch welche in dem auf Bildung eines halben Eies eingestellten Kern jeder Furchungskugel die Thätigkeit des noch totipotenten Reserveidioplassons der Regeneration bezw. Postgeneration ausgelöst wird, so daß jetzt aus jeder Blastomere sogleich ein ganzer Embryo von halber Größe entsteht.

O. Hertwig steht in dieser Streitfrage mit seinem Schüler G. Wetzel auf der Seite von O. Schultze. Im Gegensatz zu Roux und Klaussner ist er der Meinung, daß bei den Wirbeltieren Mehrfachbildungen nicht auf dem Wege der Postgeneration von schon relativ weit differenzierten Halbanlagen aus entstehen, sondern durch Zerlegung des Eimaterials. (Siehe Bd. I, Kap. 4.)

Am Schlusse dieses Abschnittes sei noch daran erinnert, daß nach G. Tornier's Hypothese auch bei höheren Wirbeltieren (Säuger) Zwillingsbildungen nach Verwundung der Embryonalanlage infolge einer Verbiegung durch Regeneration (bezw. Postgeneration) entstehen können (1901).

c) Morula und Blastula der Amphibien.

Wesentlich zu entwickelungsmechanischen Studien wurden von einigen Forschern dem Amphibienei im Stadium der Morula und Blastula Verletzungen zugefügt, auf welche das Ei sehr verschieden reagierte.

Roux hat Froscheier nach der 3.—6. Furchung an verschiedenen Stellen mit der Nadel angestochen und gefunden, daß den Substanzaustritten (Extravoat) cirkumskripte Defekte am nachfolgend sich entwickelnden Embryo entsprachen. Ein ähnliches Ergebnis hatten Anstichversuche an der Blastula, 19 Stunden nach der Befruchtung, doch zeigten sich die Defekte am Embryo seltener. Ich habe entsprechende Versuche am Ei vom Frosch und vom Axolotl mit demselben Ergebnis angestellt.

Während bei diesen Anstichversuchen nur kleine Bezirke der sich entwickelnden Eier verletzt wurden, schaltete Samassa bei seinen Versuchen über Postgeneration am Froschei eine ganze Zellkategorie aus, um die Leistungen der übrig bleibenden zu studieren. Es wurde dabei das Achtzellenstadium verwandt. Samassa tötete mit Induktionsschlägen entweder die 4 animalen (pigmentierten) oder die 4 vegetativen (nicht pigmentierten) Blastomeren. Eier mit erhalten gebliebenen animalen Zellen entwickeln sich weiter, als die mit erhalten gebliebenen vegetativen Blastomeren, in beiden Fällen aber findet eine Postgeneration nicht statt, und die Eier gehen daher zu Grunde. Da dieses Resultat seine Ursache nicht in dem Mangel an Bildungsplasma haben kann, so bleibt nur die

Annahme übrig, daß jede der beiden Zellarten Entwickelungsbedingungen umfaßt, welche in der anderen Zellart nicht vorhanden sind und auch in keiner Weise hergestellt werden können. „Diese verschiedenen Entwickelungsbedingungen können aber nur in verschiedenen Substanzen liegen, die bei der qualitativ ungleichen Teilung der dritten Furchung den beiden Zellarten zufallen.“ SAMASSA schließt demgemäß aus seinen Experimenten auf eine qualitativ ungleiche Teilung der Erbmasse, d. h. des Kernes + Protoplasma, weicht also hierin von ROUX ab, der die qualitativ ungleiche Teilung wesentlich in den Kern verlegt. Die ROUX-WEISMANN'sche Annahme eines besonderen Regenerations-Idioplasson hält SAMASSA für unnötig. Wenn z. B. DRIESCH bei seinen Experimenten an den Eiern von Sphaerechinus nach Anwendung der Schüttelmethode aus isolierten Blastomeren stets

Fig. 27.

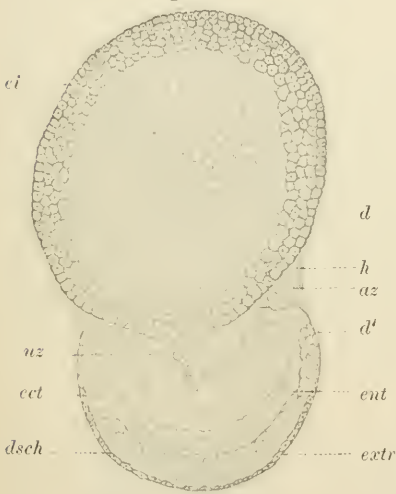


Fig. 28.

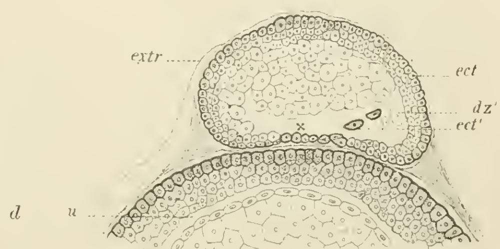


Fig. 29.

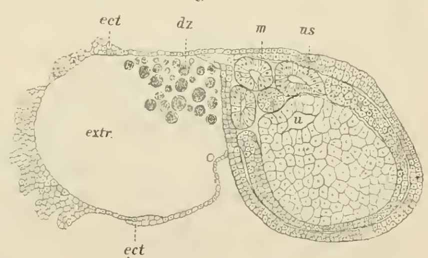


Fig. 27. Beginnende Gastrula von Rana fusca, am dunklen Pol angestochen. Das entstandene Extraovat (*extr*) sitzt breit dem Ei auf und weist eine eigentümliche, einer Gastrula ähnliche Schichtung auf, die man nach ROUX als durch „Selbstordnung der Furchungskugeln“ entstanden ansehen kann; es wird dadurch die etwaige spätere postgenerative Vereinigung mit dem Ei vorbereitet. Das Ei war zur Gastrula entwickelt, der Schnitt geht aber durch den nicht gastrulierten (ventralen) Teil. Konserviert nach $22\frac{1}{2}$ Stunde. *dsch* Deckschicht. *uz* unbestimmte Zellen. *az* absterbende isolierte Zellen zwischen den Lamellen der schleimigen Hülle (*h*), die von der Dotterhaut (*d*) des Eies bezw. des Extraovats (*d'*) herstammt. (BARFURTH, Regeneration der Keimblätter, Anat. Hefte, Bd. IX, 1893.)

Fig. 28. Gastrula von R. fusca mit Extraovat. Anstich am schwarzen Pol. Bei * ist auf den vorhergehenden Schnitten die Ektodermschicht noch nicht geschlossen, sondern es besteht hier noch eine Verbindung mit dem Ei. Im Innern des Extraovats liegen noch einige isolierte Ektoderm- (*ect'*) und Dotterzellen (*dz'*). Das Extraovat ist im Begriff abgeschnürt zu werden. Die Keimblätter des Eies haben sich fast vollständig regeneriert. Konserviert nach $22\frac{1}{2}$ Stunde. Vergr. 55.

Fig. 29. Embryo vom Axolotl. Extraovat durch Ektoderm vollständig vom Embryo abgeschnürt. Es bildet eine große Blase am Rücken des Embryo, im Innern mit Flüssigkeit und zerfallenden Dotterzellen erfüllt (*dz*). (Nach BARFURTH, Anat. Hefte, Bd. IX, 1893.)

sogleich ganze Morulae entstehen sah, Zoja aber bei den Eiern des derselben Familie der Seeigel angehörigen Strongylocentrotus lividus aus Blastomeren, die mit der Nadel isoliert wurden, durch typische Halbfurchtung Semimorulae erhielt, so bedarf es nach Samassa zur Erklärung dieser Verschiedenheit nicht der Voraussetzung, daß zu verschiedenen Zeiten das Regenerations-Idioplasson aktiviert wird, sondern nur der Annahme, daß im ersten Falle die die normale Entwickelung bedingende Anordnung der Zellteile rückgängig gemacht wurde (1895, p. 381).

Diese Auffassung ist derjenigen von Driesch ähnlich, nach welcher Halbbildungen aus isolierten ersten Blastomeren entstehen, wenn dem Ei die Regulierbarkeit des Eiplasmas zum Ganzen fehlt.

Sucht man auf Grund der vorliegenden Experimente die Frage zu beantworten, ob der Embryo in diesem Stadium der Regeneration oder Postgeneration fähig ist, so ist diese Frage für die Samassa'schen Versuche mit nein zu beantworten. Weniger einfach ist die Entscheidung bei den Verletzungen geringeren Grades in den Versuchen von Roux und mir. Das Ei zeigt eine deutliche Fähigkeit der Selbstregulierung, indem es sich trotz der Schädigung fast normal weiterentwickelt. Das entstandene Extravoat hindert zwar zunächst die specifische Ausbildung dieses Embryonalteils, so daß ein Defekt oder auch ein Anhängsel an der betreffenden Stelle entsteht, aber es hindert nicht die Ausbildung der übrigen Teile des Embryo; mechanisch wirkt es dabei wie ein Wundverschluß nach Analogie des Schorfes bei einer Gewebswunde. In diesen Extraovaten kann man nun nach Roux eigentümliche Regenerations- oder Postgenerationsvorgänge beobachten, die ich besonders nach Verletzungen der Gastrula studiert habe und die ich deshalb im nächsten Abschnitt zusammenhängend darstellen will.

Sieht man von den Extraovaten ab, so sind die Regenerationsvorgänge dieser Embryonalstadien noch ganz unerforscht. Die Postgeneration der Extraovate und die trotz der Verletzungen fast normal ablaufende Entwickelung beweisen, daß die regenerative Kraft dieser frühen Entwickelungsformen sehr groß ist. Es wird aber nötig sein, weitere Untersuchungen darüber nicht nur am Amphibienei, sondern auch an dotterarmen Eiern anzustellen.

d) Gastrula der Amphibien. Regeneration der Keimblätter.

An der Gastrula des Frosches hat Roux Operationen angestellt, durch welche bewiesen wurde, daß selbst sehr große Schnittwunden leicht durch Zusammenlegen der Ränder verheilten und daß in vielen Fällen trotz der Wunden die Entwickelung nahezu normal weiter verlief. So wurde in 3 Fällen die Gegend der künftigen Rückenfurche quer durchschnitten und trotzdem bildeten alle 3 Eier die Medullarfurche und die dieselbe begrenzenden Medullarwülste mit fast vollkommen normaler Gestalt. Die Rückenwülste waren bis dicht an die Wundränder heran entwickelt, zeigten also eine erhebliche Unabhängigkeit in der Entwickelung der bezüglichen Teile von dem Zusammenhang mit ihrer Nachbarschaft gemäß dem Roux'schen Prinzip der Selbstdifferenzierung. Ich selber habe ältere Blastulae

und Gastrulae des Amphibieneies nach Roux's Methode verletzt in der Absicht, die Regenerationsfähigkeit der Keimblätter zu untersuchen.

Die Reaktionen des Eies nach diesen Eingriffen sind nach der Art und dem Ort der Verletzung verschieden. Wie schon Roux fand, heilen selbst große lineare Wunden leicht; an den schon differenzierten Keimblättern legen sich die Wundränder kraft ihrer Elastizität zusammen, und die Keimblätter verwachsen in normaler Reihenfolge, also Ektoderm mit Ektoderm, Mesoderm mit Mesoderm u. s. w. Dieser Vorgang entspricht also einer Vereinigung der Wundränder und Heilung von Gewebswunden per primam intentionem.

Weniger einfach ist die Reaktion, wenn die Wunde tiefer war, oder das Dotterlager verletzte und dadurch die Bildung eines kleineren oder größeren Extraovates verursachte. Durch ein Extraovat wird die Verletzungsstelle vorläufig verschlossen, wie eine Gewebswunde durch den Schorf. Wie nun eine Gewebswunde, z. B. an der Mammilla nach Ribbert, durch Vorschieben des Epithels unter dem Schorf und späteres Abwerfen des Schorfes auf regenerativem Wege zur Verheilung kommt, so kann im einfacheren Falle auch die Wunde des Eies unter dem Extraovat her dadurch geschlossen werden, daß die Wundränder sich vorschieben, bis ihre Vereinigung erfolgt. Bei dieser Vereinigung der Eiränder wuchern die Zellen der Keimblätter, ganz besonders die des Ektoderms, bis sie zusammentreffen. Es findet in diesem Falle also eine echte Regeneration der Keimblätter statt, wie bei der Epithelbedeckung einer Gewebswunde. Das Extraovat wird auf diese Weise abgeschnürt und abgeworfen (Fig. 28—32).

Fig. 30.

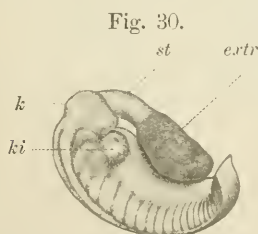


Fig. 31.

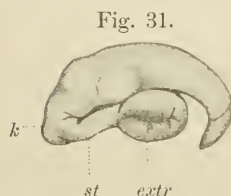


Fig. 32.

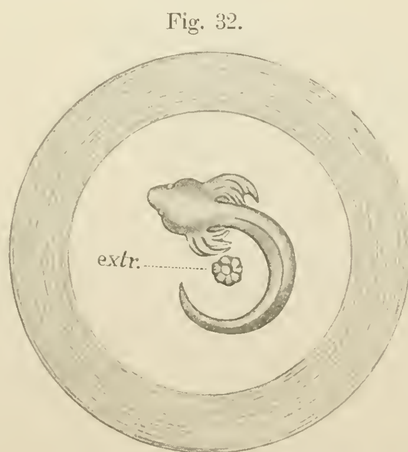


Fig. 30. Embryo vom Axolotl mit einer gestielten Geschwulst an der ventralen Seite des Kopfes. Sie ging hervor aus einem gestielten Extraovat, welches durch Anstich einer Blastula am schwarzen Pol entstand. Ansicht vom Rücken. *K* Kopf. *Ki* Kiemenwulst. *extr* Extraovat. *st* Stiel desselben.

Fig. 31. Ansicht desselben Embryo vom Bauche her.

Fig. 32. Dem Ausschlüpfen naher Embryo vom Axolotl in der Eihülle. Neben ihm liegt ein Extraovat (*extr*), welches durch Anstich der Blastula am schwarzen Pol entstanden war, sich am Bauche entwickelte, nach 9 Tagen vom Embryo abgeschüttelt wurde und als runzelige Blase neben ihm in der Eihülle liegen blieb. (Nach Barfurth, Anat. Hefte, Bd. IX, 1893.)

Aehnliche Erscheinungen beobachtete übrigens O. Schultze auch an normal sich entwickelnden Eiern, die keine künstlichen Verletzungen erlitten hatten. Als er beim Studium seiner „natürlichen Lokalisationsmarken" Froscheier herumdrehte und dann wieder in die ursprüngliche Lage zurückrotieren ließ, fand er in manchen Fällen, daß die Marke nicht mehr an ihrer ursprünglichen Stelle lag (1889, p. 13), also zwischen Dotterhaut und Ei beweglich war. Er schloß daraus, „daß das Ei die Fähigkeit hat, mit der Gesamtentwickelung nicht gleichmäßig Schritt haltendes Material im weiteren Entwickelungsgang zu eliminieren und gleichsam außer Kraftwirkung zu setzen" (p. 13—14).

Etwas verwickelter aber verlaufen die Reparationsvorgänge an größeren Extraovaten, die späterhin mit der Gastrula or-

Fig. 33.

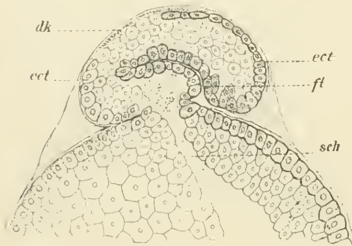


Fig. 34.

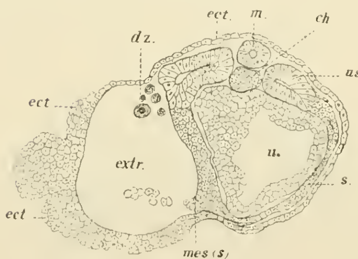


Fig. 35.

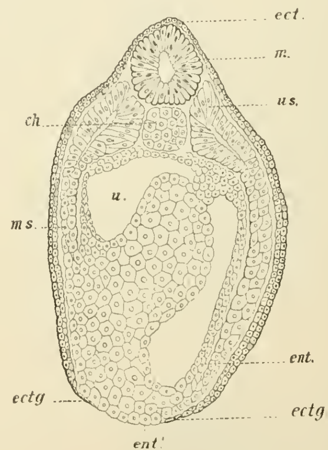


Fig. 33. Gastrula von R. fusca, über der dorsalen Urmundlippe quer durchstochen, nach $7^1/_4$ Stunde fixiert. Das Extraovat wird von der Eiwand aus postgeneriert. Die äußere Lage des Ektoderms (Deckschicht) umfaßt schon beinahe das ganze Extraovat und bildet bei *ft* eine Einstülpung in das Innere desselben. *sch* Schleim. *dk* zerfallende Dotterzellen des Extraovats. *ect* Ektoderm.

Fig. 34. Axolotl-Embryo mit Extraovat (*extr*), welches durch Anstich einer Blastomere des Vierzellenstadiums entstanden war, sich mit dem Ei entwickelte und mit ihm am 5. Tage tot fixiert wurde. Das Extraovat ist nach außen vom Ektoderm, nach innen, dem Ei zugewandt, vom Mesoderm (*mes*) begrenzt. Die Dotterzellen (*dz*) im Extraovat weisen auf den ursprünglichen Zusammenhang mit dem Innern des Eies hin, der dann durch Postgeneration des Mesoderms (Coelomsäckchens) aufgehoben wurde. *m* Medullarrohr. *ch* Chorda dorsalis. *us* Ursegment. *s* Seitenplatten des Mesoderms.

Fig. 35. Embryo von Siredon pisciformis (Axolotl), wurde als Gastrula mit kleinem Urmund am dunklen Pol, d. h. gegenüber dem Urmund, angestochen. Es blieb als Folge der Operation ein Defekt im Ektoderm, der durch Entoderm (*ent'*) verstopft wird. Das zweischichtige Ektoderm wird in der Wunde einschichtig und breitet sich dann in Form platter Zellen über die Wunde aus; eine Umwandlung von Entoderm in Ektoderm findet nicht statt. Das Mesoderm ist nach der Wunde zu nicht differenziert. *ectg* Ektodermgrenze. 76 Stunden nach der Operation konserviert. Vergr. 45:1.

(Barfurth, Anat. Hefte, Bd. IX, 1893.)

ganisch verbunden und zuletzt in die Wand desselben hineingezogen werden (Fig. 33—34). In solchen Extraovaten tritt zunächst eine merkwürdige Schichtung der Zellen auf, die nach meiner Ansicht durch die von Roux beobachtete Fähigkeit der „Selbstordnung der Furchungszellen" hergestellt wird, so daß ein der Morula, Blastula oder gar Gastrula sehr ähnliches Gebilde entsteht. Es sind dann 2 Fälle möglich: entweder wird das Extraovat wie in früher beschriebenen Fällen abgestoßen, oder es tritt die oben erwähnte organische Vereinigung mit dem Embryo ein. Sie erfolgt durch Zellwucherung sowohl in den Schichten des Extraovates, als auch in der Wand des Eies, bis die Verbindung hergestellt ist. Dann beginnt die eigentliche Postgeneration des Extraovates von den Keimblättern aus, so daß jedes Keimblatt die anstoßenden Zellen nostrifiziert. Dabei werden vielleicht auch einzelne Elemente ausgemerzt in ähnlicher Weise, wie es Nussbaum bei der Regeneration von Stücken der Hydra zu ganzen Organismen beobachtete: „Was sich in den Plan des Ganzen gelegentlich des störenden äußeren Eingriffes nicht fügen will, wird resorbiert und durch Neubildung ersetzt" (p. 346).

Eine andere Frage von allgemeiner Bedeutung kann nunmehr hier beantwortet werden. Diejenige nämlich, ob die Regeneration der Keimblätter gerade so isogen ist, wie die der Gewebe, ob also die Keimblätter sich bei der Regeneration specifisch verhalten, oder ob eins das andere vertreten kann. Auf diese Frage muß nach den vorliegenden Beobachtungen geantwortet werden, daß die Keimblätterregeneration specifisch verläuft, daß also eine Umwandlung des einen Keimblattes in das andere nicht vorkommt. Dafür sprechen folgende Thatsachen.

Schon Roux bemerkte bei Erörterung der durch Operationen an der Gastrula erhaltenen Resultate über die Verletzungsstelle: „In keinem Falle war bemerkbar, daß die bloßliegende weiße Schicht von sich aus ein neues Ektoderm gebildet hätte, wie dies auch selbst bei Bildungsdefekten der während der Furchung angestochenen Eier nicht der Fall war; ein interessanter Hinweis auf Waldeyer's Annahme, daß schon mit der Bildung der Keimblätter die Materialien funktionell geschieden sind" (II, p. 200). Dieselbe Beobachtung an operierten Gastrulae habe ich selber gemacht und an einem Beispiel in Fig. 35 veranschaulicht. Obgleich hier das weiße Zellenmaterial des schon größtenteils zu echten Entodermzellen differenzierten Dotterlagers frei zu Tage und in gleichem Niveau mit dem Ektoderm liegt, also durch Lage und Funktion zur Umwandlung in Ektoderm herausgefordert wird, haben die Zellen doch ihre Eigenart streng bewahrt. Dasselbe gilt von den Zellen des Ektoderms, die sich über die Wunde vorschieben. Bis nahe zum Wundrande ist das Ektoderm zweischichtig, dann verliert sich die eine Schicht, und die Zellen der übrig bleibenden Schicht werden immer platter. Dieses Verhalten entspricht durchaus der ersten Epitheldecke bei Regeneration der Epidermis, wie ich es im Anschluß an Klebs und Peters in einer Untersuchung über die Regeneration der Gewebe ausführlich beschrieben habe (1891). Gerade diese Beobachtung beweist, daß das Ektoderm eine echte Regeneration vollzieht, und daß die von Driesch geäußerte Meinung, Regeneration der Keimblätter wäre in meiner Untersuchung nicht dargethan, unzutreffend ist.

Wir sahen ferner, daß bei der beschriebenen Regeneration der Keimblätter, die mit Abschnürung des Extraovates einhergeht und bei Postgeneration derselben auf dem Umwege über das Extraovat die strenge Sonderung der Keimblätter festgehalten, bezw. wiederhergestellt wird (Fig. 28, 33).

Auch bei der Trennung des Extraovates vom Ei durch Vorschieben des Ektoderms oder Mesoderms (Fig. 29, 34) verhalten sich beide Keimblätter specifisch: Ektoderm bleibt in allen Teilen Ektoderm, Mesoderm bleibt Mesoderm. Sogar losgerissene Entoderm- und Dotterzellen in älteren Extraovaten halten ihre specifische Qualität fest und zerfallen schließlich, ohne sich umzuwandeln (Fig. 29, 34).

Die hier vertretene Anschauung einer Spezifikation der Keimblätter bei den Amphibien findet eine Stütze in den Ergebnissen von entwickelungsmechanischen Studien an Echinidenlarven, die von Driesch gleichzeitig mit meinen Mitteilungen veröffentlicht wurden. Driesch stellte zunächst fest, daß eine Vertretbarkeit der „Anlage“ von Ektoderm und Entoderm existiert, oder vielmehr, daß Beides gar nicht angelegt ist (1893, p. 235—226). „Der abgefurchte Keim ist wirklich ein idioplasmatisch gleichwertiger Komplex. — Hier sehen wir aber, daß mit der Differenzierung in histologische Qualitäten die Zellen diesen omnipotenten Charakter einbüßen: das Ektoderm regeneriert das Entoderm nicht. Doch wissen wir nicht, ob wir das verallgemeinern dürfen“ (p. 226). Und weiter heißt es: „Am abgefurchten Echinidenei vermag also — wenn wir uns auf die typische Pluteusbildung beschränken — jede Zelle Ausgang der Entodermbildung zu werden; ist aber die erwähnte Differenzierung eingeleitet, so sind „Ektoderm“ und „Entoderm“ voneinander unabhängige Gebilde“ (p. 247). Ein entsprechendes Ergebnis hatten spätere experimentelle Untersuchungen von Driesch über die Potenzen embryonaler Organzellen bei Echinodermeneiern (1896). Driesch fand allgemein, daß die prospektive Potenz verschiedener Elementarorgane specifisch beschränkt ist, daß z. B. das Ektoderm nach erfolgter Anlage der am vegetativen Pol entstehenden Elementarorgane (Mesenchym, Darm) nicht im stande ist, nochmals die entfernten Organanlagen anzulegen, daß der Urdarm (der Asteriden) nach Anlage der Cölomsäcke die Fähigkeit zu ihrer Bildung eingebüßt hat u. s. w.

Eine phylogenetische Parallele hat die Specifikation der Keimblätter in dem specifischen Verhalten der Schichten in der Leibeswand einer Hydra nach den Versuchen von Nussbaum und Ischikawa. Nussbaum gelangte zu dem Ergebnis, daß nach definitiver Arbeitsteilung in Form einer strengen Sonderung von Entoderm und Ektoderm zur Reproduktion eines Ganzen nicht nur Entoderm und Ektoderm, sondern auch indifferente Ersatzzellen des Ektoderms, also ein Zusammenwirken aller drei Zellarten der Leibeswand nötig sei. Er zeigte ferner an nach Trembley's Methode umgestülpten Polypen, daß nach qualitativer Trennung von Ektoderm und Entoderm eine Stellvertretung der einen Schicht durch die andere ausgeschlossen ist, und daß nicht, wie Trembley gemeint hatte, Ektoderm in Entoderm und umgekehrt verwandelt wird.

Während also Driesch mit mir in der Auffassung, daß Ektoderm und Entoderm einander nicht vertreten, übereinstimmt, hält er die von mir beschriebenen Vorgänge an Amphibienlarven nicht für der „Regeneration“ zuzurechnende. Er sagt: „Nach Materialentnahme geht ohne re-

gulierende Ersatzsprossungsvorgänge, also eben ohne „Regeneration", die Weiterentwickelung beider Elementarorgane proportional weiter" (Resultate und Probleme, p. 770). Dazu bemerke ich, daß diese „Weiterentwickelung" nach meiner Auffassung eben der atypischen, regenerativen Entwickelung (Roux), nicht aber der typischen Ontogenese, wie Driesch will, zugerechnet werden muß. Die Regeneration erfolgt nicht nur durch Sprossung, sondern kann auch durch Umordnung und Umdifferenzierung vor sich gehen. Beide Arten von Regeneration kommen bei der Keimblätter-Regeneration vor.

Am Schlusse dieses Abschnittes hebe ich noch hervor, daß nach zahlreichen Beobachtungen die regenerative Fähigkeit des Ektoderms größer ist als die der anderen Keimblätter. (Vergl. Barfurth, Regeneration, 1898, p. 498.)

e) Embryonen der Amphibien nach Ausbildung der Medullarwülste und nach Schluß des Medullarrohres.

Auch an diesen weiter vorgeschrittenen Entwickelungsstadien des Amphibieneies sind Regenerationserscheinungen festgestellt, aber im einzelnen noch sehr wenig untersucht worden.

In einfacheren Fällen tritt Wundheilung per primam intentionem oder mit Bildung einer Narbe ein. So beobachtete W. Roux, daß nach Spaltung der Medianebene eines Froschembryo längs der Rückenfurche von hinten her nach 6 Tagen ein vollkommen normaler Embryo mit langem, ungeteiltem Schwanze entstanden war. In einem anderen Falle machte er auf der Mitte des Bauches einen Längsschlitz und sah, daß schon am nächsten Tage die Wunde per primam intentionem geschlossen war, und zwar wohl im wahren Sinne durch unmittelbare Verklebung oder Ausfüllung der dabei gebliebenen minimalen Spalten durch Wanderung und Teilung der Nachbarzellen. Bei einem älteren Embryo mit geschlossenem Medullarrohr wurde der Kopf von vorn schräg gegen den Nacken hin gespalten. Am anderen Tage war der Gesichtsteil klaffend gespalten, aber die Wundränder schon braun überhäutet, und nur in der Tiefe der Wunde lag noch ein weißer, schon dunkelbraun umrandeter Fleck.

Die schnelle Wundheilung zeigten auch Versuche von Spemann, welcher Tritonembryonen nach fast vollständigem Schluß des Urmundes und Anlage der Medullarplatte quer durchschnürte, so daß man in einem Falle hinten und vorn in den Urdarm hineinsehen konnte. Sehr bald zogen sich die Wundränder zusammen und waren nach einer halben Stunde vollkommen geschlossen. Beide Stücke entwickelten sich weiter, und zwar das Vorderstück so, als ob es sich noch im Zusammenhaug mit einem Hinterstück befände, das Hinterstück dagegen nur bis zur Bildung einer Platte mit medianer Furche. In anderen Versuchen an etwas älteren Embryonen lieferte in einem Falle das Vorderstück einen Kopf ohne Rumpf, das Hinterstück einen Rumpf ohne Kopf; das Hinterstück ist die Fortsetzung des vorderen, beide entwickelten sich also nach dem Roux'schen Prinzip der Selbstdifferenzierung, ohne die fehlenden Stücke zu ergänzen, wie es etwa Stücke von Würmern thun. Wenn also hier die Regeneration im wesentlichen auf Wundheilung und zweckmäßigen Abschluß der Stücke beschränkt ist, so scheint mir doch die Angabe Spemann's beachtenswert, daß beide Stücke je zwei Gehörblasen lieferten, von denen

die rechte des Hinterstückes kleiner ist als die linke, während umgekehrt am Vorderstück die linke kleiner ist als die rechte. Es war also das schon abgegrenzte Material für die Hörblasen bei der Durchschnürung in je zwei ungleiche Teile zerschnitten worden, und jeder Teil hatte nachher regenerativ eine entsprechende geschlossene Gehörblase gebildet. (Arch. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1902, p. 526.)

Auf andere Experimente Spemann's an Tritoneiern nach Ablauf der Gastrula, bei welchen durch mediane Einschnürung Verdoppelung des Vorderendes erzielt wurde, habe ich oben bei Besprechung der Doppelbildungen schon aufmerksam gemacht. Nach der Auffassung von Roux (Archiv Entw.-Mech., Bd. XIII, 1902, p. 630) muß hierbei an eine postgenerative Neugestaltung gedacht werden.

Bei schwereren Verletzungen können Defekte und Geschwülste entstehen, wie sie auch nach Verletzung der früheren Embryonalstadien auftreten. So beobachtete z. B. Roux nach Spaltung des ventralen Kopfteils eines Froschembryo in der Medianebene gegen den Gehirnwulst hin, daß nach 5 Tagen sich ein Embryo entwickelt hatte, der an Schwanz und Rumpf zu klein, in der Mitte durch eine tiefe braune Furche geschieden war in zwei Teile, von denen jeder einen Haftnapf trug; rechts am Halse lag eine große braune Geschwulst.

Solche Geschwülste sind am Amphibienembryo auch von mir und Bertacchini experimentell erzeugt worden. Sie sind aber in der Regel jedenfalls nur vorübergehende Bildungen.

f) Embryonen früher Stadien der Fische.

An sich entwickelten Eiern von Selachiern und Knochenfischen hat man ebenfalls experimentell die Leistungen isolierter erster Blastomeren und die prospektive Potenz einzelner Keimbezirke geprüft. Es entsteht also auch hier für uns die Frage, ob bei den Folgeerscheinungen experimenteller Verletzungen etwa Regeneration festgestellt werden kann oder nicht.

Fig. 36.

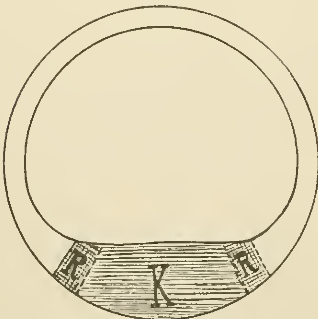


Fig. 37.

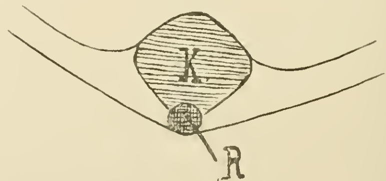


Fig. 36. Schema einer Forellenkeimscheibe, 24 Stunden nach der Bildung des ersten Umschlages. Der Umschlag findet sich an der ganzen Peripherie der Keimscheibe; er ist am breitesten an der Stelle, an welcher er zuerst entstanden ist. Dieser Bezirk ist der embryobildende (in der Figur durch Strichelung bezeichnet).

Fig. 37. Stadium der rautenförmigen Embryonalanlage. Die in Fig. 36 und 37 sich entsprechenden Bezirke sind durch gleichartige Strichelung ausgezeichnet. *K* liefert den Kopf des Embryo, *R* den „Knopf", aus welchem Rumpf und Schwanz entstehen. (Nach Kopsch, 1896.)

So fand MORGAN bei Versuchen an den Eiern von Ctenolabrus, daß die erste Furche in keiner festen Beziehung zur Medianebene steht. Durch Schütteln der Eier auf dem Zweizellenstadium gelang es zuweilen, eine Zelle zu töten; die Schwesterzelle entwickelte sich weiter und bildete eine kleine runde Keimscheibe (Blastoderm), die über die tote Zelle weg wuchs; Embryonen wurden aber nicht erzielt. Bei den Eiern von Fundulus gelang es, durch Anstechen eine der beiden ersten Blastomeren zu töten und aus der überlebenden einen normalen Embryo von etwa zwei Drittel der Größe eines normalen zu züchten.

Bei Petromyzoneiern hat E. BATAILLON die Entwickelung einzelner Blastomeren des Zweizellenstadiums zu Ganzembryonen beobachtet. BATAILLON erzeugte an diesen Eiern „Blastotomie" d. h. Trennung der ersten Blastomeren voneinander, indem er dieselben in eine Salz- oder Zuckerlösung brachte, welche einer 1-proz. NaCl-Lösung isotonisch waren. Nach bestimmtem Aufenthalt in diesen Lösungen wurden dann die Eier in das normale Medium zurückversetzt und lieferten gut charakterisierte Doppel- und Mehrfachbildungen (vgl. dazu die Versuche von J. LOEB und K. HERBST an Seeigeleiern). Auch Teleostiereier mit diskoidaler Furchung (Leuciscus rutilus) ergaben unter denselben Bedingungen monströse Doppelbildungen.

Fig. 38.

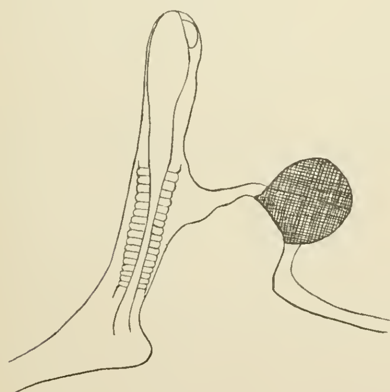


Fig. 39.

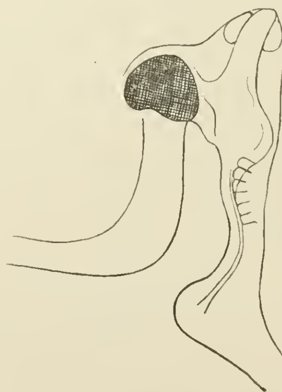


Fig. 38. Fast normaler Forellenembryo, entstanden aus einer Keimscheibe, die außerhalb des in Fig. 36 durch Schraffierung bezeichneten Bezirkes verletzt wurde. Die spätere Lage der Operationsstelle ist durch Schraffierung sichtbar gemacht, der Embryo war auf der operierten Seite bedeutend schwächer entwickelt als auf der anderen Seite.

Fig. 39. Forellenembryo mit bilateralem Kopfabschnitt und einem sich daran anfügendem halben Rumpf, entstanden aus einer Keimscheibe, die in geringer Entfernung links von der Mittellinie innerhalb des in Fig. 36 durch Schraffierung bezeichneten Bezirkes operiert wurde. (Nach KOPSCH, Verhandl. d. Anat. Ges. in Berlin, 1896.)

Diese Versuchsergebnisse entsprechen also früher geschilderten an Amphibieneiern und können auch in gleicher Weise durch eine der gangbaren Hypothesen erklärt werden. Es sind aber ferner Verletzungen des Fischembryo in späteren Stadien nach Auftreten des Keimringes oder Randringes zuerst von KASTSCHENKO, RÜCKERT und MORGAN, dann von KOPSCH vorgenommen worden, die wesentlich dem

Studium der Embryonalbildung dienen sollten, die aber außerdem (Kopsch) auch für die Frage der regenerativen und postgenerativen Entwickelung von großer Bedeutung geworden sind.

Kopsch zerstörte gewisse Teile der Forellenkeimscheibe auf frühen Stufen der Entwickelung, um aus den Ausfallserscheinungen Schlüsse auf Beteiligung dieser Teile am Embryo zu ziehen. Die Versuche lehrten, daß man an dem zelligen Randring zwei Bezirke unterscheiden muß: einen (medialen) embryobildenden und einen (lateralen) nichtembryobildenden. An dem embryobildenden Bezirk, welcher an der Stelle der ersten Einstülpung gelegen ist, haben wir weiter zu unterscheiden einen der Medianlinie näher gelegenen Teil, dessen Zellen den Kopf des Embryo bilden, und jederseits lateral von diesem Bezirk Zellengruppen, welche im Laufe der Entwickelung in der Medianlinie zusammenkommen und den sogenannten „Knopf“ bilden. Der Knopf stellt ein Wachstumscentrum vor, von welchem Rumpf und Schwanz gebildet werden, wobei Zellen des nicht direkt zum Aufbau des Embryo verwendeten Teiles des Randringes im Laufe der Umwachsung des Dotters zum Knopf gelangen und dort ebenfalls zur Bildung des Embryo benutzt werden. Während der Kopf des Embryo den festen Punkt darstellt, fügt der Knopf durch Vermehrung seiner Elemente dem schon vorhandenen Körperabschnitt von hinten her neue Teile an und verlängert daher den embryonalen Körper nach hinten. Der Vorgang, durch welchen bei der Bildung des Kopfes und der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz das Zellenmaterial an die richtige Stelle gebracht wird, darf als eine Konkrescenz im Sinne von His nicht bezeichnet werden.

Von den Operationen interessiert uns wegen ihrer Folgen besonders diese: „Operiert man in geringer Entfernung links oder rechts von der Mittellinie (innerhalb des in Fig. 36 durch Schraffierung bezeichneten Bezirkes) in der Gegend der ersten Einstülpung, so erhält man Embryonen, welche bestehen aus einem bilateralen längeren oder kürzeren Kopfabschnitt nebst daran sich anfügendem halben Rumpf. Ein solcher Embryo ist in Fig. 39 gezeichnet. Er hat ein vollständiges Vorderhirn nebst den beiden Augenanlagen, sowie ein vollständiges Mittelhirn. Von der Gegend der Gehörblasen an ist jedoch nur seine rechte Hälfte entwickelt. Sie zeigte Medullarrohr, Chorda, Urwirbel und den Knopf, welcher mit der rechten Hälfte des Randringes zusammenhängt. Die linke Hälfte des Randringes ist durch die Operationsstelle vom Embryo getrennt. Sie hat an der Umwachsung des Dotters teilgenommen, doch sind keine embryonalen Organe in ihr zu erkennen. Zwischen der rechten Hälfte des Embryo und dem Randring auf der linken Seite befindet sich eine breite, nicht von der Keimhaut überzogene Stelle des Dotters“ (p. 118).

Hierzu bemerkte Roux in der Diskussion zu Berlin, daß die Halbbildungen von Kopsch zwar den von ihm beim Frosch erzielten nicht gleichwertig seien, da die ersteren erst veranlaßt wurden, nachdem das Ei in Tausende von Zellen zerlegt worden war, daß aber immerhin Halbbildungen erzielt seien. Wenn auch keine eigentliche Konkrescenz vorläge, so finde doch eine „sekundäre Zusammenlagerung ursprünglich getrennter Teile statt“. Aus dem Ausbleiben der Differenzierung des bereits gebildeten Randwulstes nach Zerstörung seines centralen Anfangsteiles neben dem „Knopf“ sei zu schließen, daß die Differenzierung dieses Wulstes durch Einwirkung vom cerebralen Teile aus stattfindet,

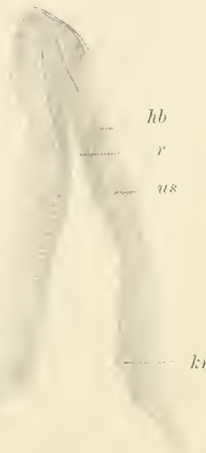
daß sie abhängige Differenzierung sei, daß im centralen Teile die Differenzierungshauptzellen liegen, von welchen aus die diesen Wulst bildenden „Differenzierungsnebenzellen“ zur Differenzierung veranlaßt würden. „Wir sehen also, daß die abhängige Differenzierung bei diesem Fische einen sehr großen Anteil an der normalen Bildung nicht bloß des Schwanzes, sondern auch des Rumpfes hat, und dies in einer Weise, welche mit der Post- und Regeneration Aehnlichkeit zu haben scheint, womit vielleicht die Kluft zwischen typischer und atypischer Entwickelung etwas überbrückt wird. Ich habe wiederholt betont, daß die wirklichen Bildungsvorgänge bei beiden Entwickelungsarten zumeist dieselben sein werden und daß die Verschiedenheiten vorzugsweise wohl in verschiedener örtlicher und zeitlicher Verwendung derselben Bildungsweisen bestehen werden.“ (S. 123, Ges. Abhandl. II, S 915, 885, 981.)

Ueber die Vorgänge der Postgeneration bei Knochenfischembryonen hat Kopsch später (1899) ausführlichere Mitteilungen gemacht. Er hat einige experimentell erzeugte „hintere Spaltbildungen“ der Forelle (Trutta fario), welche vor Dotterlochschluß konserviert wurden und als junge Stadien der Mesodidymi Oellacher's, Hemididymi Rauber's zu betrachten sind, eingehend beschrieben. Für uns ist dabei wichtig die schon von Oellacher und sodann von Kopsch hervorgehobene Thatsache, „daß jede der beiden von einander getrennten Körperhälften von den mesodermalen Organen der ihr fehlenden Hälfte einen Teil zu regenerieren vermag in Gestalt einer mehr oder weniger kräftig ausgebildeten Urwirbelreihe“ (Fig. 40,41). „Diese Thatsache,“ sagt Kopsch, „welche von den späteren Untersuchern, (Rauber und O. Hertwig) nicht genügend beachtet wurde, ist von Bedeutung mit Rücksicht auf die von Roux entwickelten Ideen von der Umdifferenzierung embryonaler Zellen.“ Es handelt sich bei diesen Vorgängen nicht eigentlich um „Regeneration“, sondern um Nachbildung, Postgeneration, von Mesoderm der fehlenden Hälfte, wie Kopsch richtig bemerkt (p. 30.) Die entwickelungsmechanische Erklärung für diese Postgeneration hat Roux früher schon gegeben (Verh. der Anat. Ges. in Berlin, 1896, p. 122 bis 123; s. oben p. 40, 41). Kopsch schließt sich dieser Erklärung an, indem er ausführt, daß als Material für den neuen mesodermbildenden Bezirk entweder die im Wachstumscentrum (Knopf) enthaltenen Zellen („Differenzierungs-Hauptzellen“ Roux) oder die in dasselbe hineinkommenden Randringzellen („Differenzierungs-Nebenzellen“ Roux) in Betracht kommen. „Da jedoch die letzteren nur im Anschluß an das Wachstumscentrum (durch Einfluß der Differenzierungs-Hauptzellen) sich differenzieren, so ist es wahrscheinlicher, daß sich der neue mesodermbildende Bezirk aus den im Wachstumscentrum enthaltenen Zellen, aus den Differenzierungshauptzellen gebildet hat. Dies setzt aber eine Umdifferenzierung der betreffenden Zellen voraus.“ (Kopsch, a. a. O., p. 31—32.)

H. Driesch, der, wie schon früher bemerkt wurde, die Postgeneration nicht anerkennt, hat auch der Deutung von Kopsch seine Zustimmung versagt. Nach ihm liegt bei den Versuchen von Kopsch keine wahre Regeneration oder Postgeneration vor, sondern Spaltung eines harmonisch äquipotentiellen Systems vor Beginn der Differenzierung in zwei kleinere, aber ganze Systeme solcher Art, ähnlich wie in dem Spemann'schen Versuch, bei welchem durch Medianeinschnürung des

vorderen Teils des Medullarrohrs zwei Köpfe erzielt wurden. Aus Kopsch's Darstellung und Zeichnungen (Fig. 40) geht aber nach meiner

Fig. 40. Embryo von Trutta fario, experimentell erzeugte hintere Spaltbildung. Der Raum zwischen den beiden Körperhälften bis zur punktierten Linie *y* ist von der Deckschicht bedeckt. Die durch den Embryo gezogenen Linien bezeichnen die Lage und Richtung der Schnitte, von welchen einer (5) in nebenstehender Fig. 40a wiedergegeben ist.



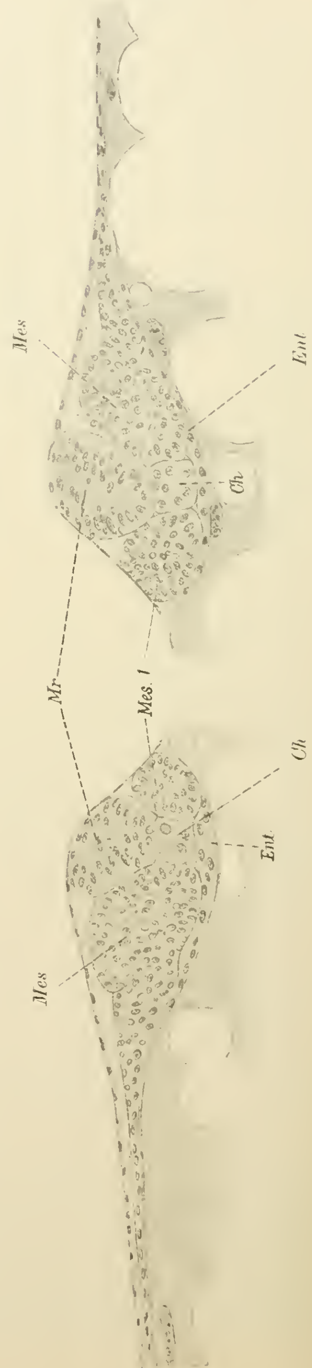


Fig. 40a. Schnitt durch die in Fig. 40 gezeichnete hintere Spaltbildung eines Forellenembryo. Derselbe geht durch das vordere Ende des nachgebildeten Mesoderms (*Mes.* 1). *Md.* Medullarrohr. *Mes.* Mesoderm. *Ent* Entoderm. *Ch* Corda dorsalis. Die beiden gezeichneten Körperhälften sind, um Raum zu sparen, näher aneinandergerückt. Vergr. 150:1. (Fig. 40—40a nach Kopsch, Intern. Monatsschr. Bd. XIV, 1899.)

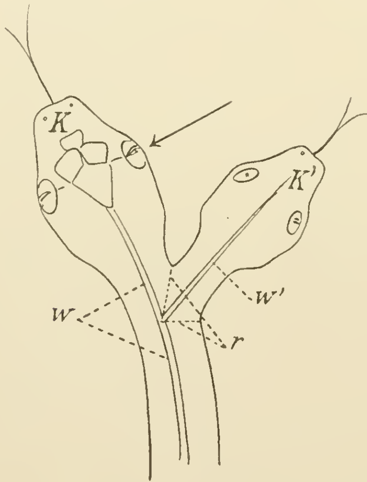


Fig. 41. Schematische Abbildung einer Schlange mit superregenetischem Kopf (*K'*), entstanden aus einer durch Verbiegung der Embryonalanlage herbeigeführten Wunde. Nach G. Tornier.

Ansicht deutlich hervor, daß durch die Spaltung nicht ganze, sondern halbe Systeme mit nur einer Ursegmentreihe entstanden sind, die das fehlende Ursegmentmaterial der anderen Reihe erst später durch Postgeneration ergänzen.

Auch O. Hertwig hat einige Zweifel, „ob die morphologischen Bedingungen für die Entstehung von Ursegmenten an der medianen Seite der zu einander gehörigen Spalthälften gegeben sind“, und betont, daß bei den entsprechenden Mißbildungen an Froscheiern etwas derartiges ganz bestimmt nicht vorkommt (s. Bd. I, Kap. IV, p. 982). Ein Blick auf Fig. 40a nach Korsch zeigt aber, daß die medianen Ursegmente in *Mes. 1* thatsächlich vorhanden sind, also die morphologischen Bedingungen für ihre Entstehung auch gegeben sein mußten.

g) Frühe Entwickelungsstadien bei Reptilien.

Auf Grund der Erfolge, welche die experimentelle Biologie in der Herstellung von Doppelbildungen an Gliedmaßen, Schwanzenden u. s. w. aufzuweisen hat, ist von G. Tornier die Hypothese aufgestellt worden, daß auch höher organisierte Doppelbildungen, z. B. Doppelköpfe, Doppelgesichter und Zwillingsbildungen, durch eine entsprechende Verletzung in früher embryonaler Zeit ausgelöst werden können. So können nach Tornier überzählige Wirbelpartieen bei Vertebraten dann entstehen, wenn bei einem Embryo die Wirbelsäule oder ein Teil derselben über ein bestimmtes Maß verbogen wird. Ist aber die Verletzung größer, so daß der Wirbelbruch begleitet wird von einem Haut- und Weichteileinriß, so tritt eine weit größere superregenetische Verbildung ein. Wenn z. B. bei einer Embryonalanlage ein solcher Riß durch die Weichteilanlagen einer Halsseite bis in eine der Halswirbelanlagen hineindringt, so kann dadurch ein Individuum mit 2 freien Köpfen entstehen. So grenzt in der schematischen Abbildung einer doppelköpfigen Schlange (Fig. 41) die punktierte Linie *r* den überzähligen Körperteil (K^1) von dem normalen (K) ab. Die punktierte Linie *r* entspricht dabei der ursprünglichen Einrißstelle, welche in die Embryonalanlage des Tieres durch ihre rechte Körperseite hindurch bis in ihre Wirbelsäule (W) eindrang. Aus dieser Wunde ist dann nach Tornier der überzählige Teil des Tieres herausgewachsen.

Nach unsern bisherigen Anschauungen und nach den vorliegenden Experimenten, z. B. von Spemann, über die Entstehung doppelköpfiger Embryonen ist zwar die Bildung solcher Monstra einer sehr frühen Entwickelungsstufe — der wenigzelligen Morula — zuzuschreiben. Ich halte aber auf Grund anderer Experimente die Entstehung solcher Doppelbildungen in etwas späteren Entwickelungsstadien mit G. Tornier für durchaus möglich.

h) Frühe Embryonalstadien der Vögel.

Das Ei der Vögel, besonders des Hühnchens, ist in frühen Entwickelungsstadien nach Anlage des Primitivstreifens von vielen Forschern experimentellen Eingriffen unterworfen worden, die meist die Herstellung von Mißbildungen oder auch das Studium der „prospektiven Potenz“ (Driesch) einzelner Teile der Keimscheibe bezweckten. So haben in den letzten Decennien L. Gerlach, Richter, P. Mitrophanow u. A. durch Ueberfirnissen gewisser Bezirke der Schale Doppelbildungen, bezw. Spina bifida zu erzielen versucht, man hat gemäß den Beobachtungen von Camille Dareste die Temperatur des Brütofens variiert, um Mißbildungen zu erhalten, und durch Erhöhung der Bruttemperatur haben Richter und J. Kollmann in der That Spina bifida erlangt. Nur wenige Forscher aber haben bisher die Frage er-

wogen, ob nach experimentellen Eingriffen etwa Regenerationserscheinungen an den Embryonen eintreten oder nicht. Bei einer durch Anwendung höherer Brüttemperatur entstandenen Spina bifida einer Entenkeimscheibe hat J. Kollmann sein Augenmerk auf den „Heilungsprozeß“ der Spalte gerichtet. Er fand, daß sich an der einen Seite (links in Fig. 42) die Zellen des Mesoderms (und vielleicht des Entoderms) vorgedrängt haben und über den Wundrand etwas hervorquellen, während sie sich an der anderen

Fig. 42.



Fig. 42. Keimhaut einer Ente. Ueberhitzung. Spalte im ganzen Bereich der Primitivrinne. Querschnitt. Platinchlorid, Boraxkarmin. Camera lucida. Man sieht beiderseits das Vordrängen der Zellen am Wundrand, vergleichbar dem Vorschieben des Epithels über eine Wundfläche bei der regenerativen Wundheilung. (Nach J. Kollmann, Verh. Anat. Ges. Göttingen, 1893.)

Seite (rechts in Fig. 42) zu einem Keil geordnet haben. Kollmann vergleicht diese Erscheinungen dem Vorschieben des Epithels bei Bedeckung einer Wunde, also dem Vorgange, der nach den Untersuchungen von Klebs, Peters, mir u. A. die eigentliche Regeneration durch mitotische Zellvermehrung einleitet.

Da man bei diesen Experimenten nicht wissen kann, wie groß der entstandene Defekt war und wie viel durch etwaige Regeneration zu decken ist, so werden naturgemäß direkte mechanische Verletzungen der Keimscheibe zum Studium regenerativer oder postgenerativer Vorgänge unerläßlich sein. Solche Verletzungen sind schon von Valentin angewandt worden, um künstlich Doppelbildungen zu erzielen. Bei einem 2-tägigen Hühnerembryo gelang es ihm z. B., durch Spaltung des hinteren Endes Verdoppelung des Beckens und der hinteren Extremitäten herbeizuführen (1837). In neuester Zeit wurden mechanische Verletzungen an Hühnerkeimscheiben von H. Fol, R. Assheton und Fl. Peebles vorgenommen, um die Beziehung der Keimbezirke zur Bildung der Embryonalteile aufzudecken.

Während diese Forscher lediglich die weitere Entwickelung des Embryo nach den Verletzungen im Auge behielten, wandten andere ihre Aufmerksamkeit auch den etwaigen Regenerationsvorgängen im Verletzungsbezirk zu. Ich selber habe (1895) bei Versuchen über die sogenannte parthenogenetische Furchung des Hühnereies 6 befruchtete, nicht bebrütete Hühnereier geöffnet, die Keimscheibe mit erhitzter Nadel verletzt, die Oeffnung wieder verschlossen und dann die Eier einer 24-stündigen Bebrütung unterworfen. In zweien dieser Eier fand ich die Keimteile ansehnlich vergrößert, obgleich ein Embryo nicht deutlich zu erkennen war. Ich habe damals aus diesen lediglich

zur vorläufigen Orientierung bestimmten Versuchen nur den Schluß gezogen, daß ich eine postgenerative Entwickelung solcher Keimscheiben unter günstigen Bedingungen für durchaus möglich hielte.

Diese Möglichkeit ist inzwischen durch Versuche von Kopsch bewiesen worden.

Kopsch operierte mittels des elektrischen Stromes an bestimmten Stellen verschieden alter Keimscheiben (12—24 Stunden bei 38° C Innentemperatur des Brütapparates bebrütet). Zur Vornahme der Operation wurde ein Loch von 10—15 mm Durchmesser in die Eischale gemacht, welches nach der Operation vermittelst eines Deckglases und eines Wachsringes verschlossen wurde. Die Embryonen entwickelten sich bis zum 3. Tage — auf längere Zeit wurde die Bebrütung nicht ausgedehnt — beinahe in genau gleicher Weise wie uneröffnete Kontrolleier. Von den operierten Embryonen sind zwei in Fig. 43—44 dargestellt. Am hinteren Ende des einen sind nur

Fig. 43.

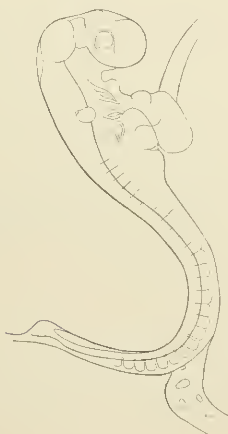


Fig. 44.

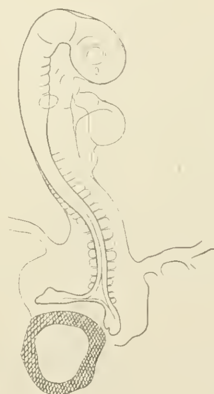


Fig. 43. Hühnerembryo, an dessen Hinterende nur die rechten Urwirbel ausgebildet sind. Die Keimscheibe wurde, 24 Stunden alt, operiert; die Operation hat wahrscheinlich nur die linke Seite des Primitivstreifens in seinem hinteren Abschnitt getroffen.

Fig. 44. Hühnerembryo, vorn normal, hinten mit einer Operationsstelle, vor welcher das Medullarrohr sich in einen rechten und linken, mit Centralkanal versehenen Ast teilt. Die Chorda setzt sich nur in den linken Ast fort. Die Anfänge der Postgeneration der fehlenden Hälfte waren für das Medullarrohr vorhanden. Die Operation geschah am hinteren Ende des Primitivstreifens einer 24 Stunden alten Keimscheibe. (Nach Kopsch, Verh. Anat. Ges. Kiel, 1898.)

die rechten Urwirbel ausgebildet, und er bietet deshalb in dieser Beziehung das Bild eines Hemiembryo. Der andere Embryo zeigt am Hinterende Spaltbildung. In jeden Ast des Spaltes setzt sich Medullarrohr mit Ursegmenten fort, während die Chorda nur den linken Ast begleitet. Ob im Verlauf der Entwickelung jeder von den beiden Aesten das Mesoderm der fehlenden Seite zum Teil regeneriert hat, war leider noch nicht festzustellen, da die mikroskopische Untersuchung erst nach der makroskopischen Demonstration vorgenommen werden sollte. Jedenfalls sind aber die Anfänge der Postgeneration der fehlenden Hälfte für das Medullarrohr wenigstens vorhanden. (Kopsch, 1898, p. 58.)

Auf weitere Regenerationserscheinungen bei Vögeln, die in etwas späteren Stadien der Ontogenese durch natürliche oder experimentelle Verletzungen an einzelnen Körperteilen ausgelöst werden und z. B. zur Verdoppelung von Beckenorganen führen können (G. Tornier), wird in einem späteren Abschnitt aufmerksam zu machen sein.

i) Embryonen der Säuger.

Wie bei gewissen Mißbildungen der niederen Wirbeltiere, so nimmt G. Tornier auch bei manchen Monstrositäten der Säuger an, daß sie als superregenetische Bildungen aufzufassen sind, die nach Verletzungen der Embryonalanlage unter natürlichen Bedingungen innerhalb der Eihüllen entstehen. Hierzu gehören überzählige Wirbel (Schaf), Doppelgesichter und Zwillingsbildungen beim Menschen.

Daß wir über diese Bildungen Sicheres noch nicht wissen, sondern ihre superregenetische Entstehung auf Grund einiger Beobachtungen (G. Tornier) nur für sehr wahrscheinlich halten können, wird niemand wundern. Während es sehr leicht ist, die Eier der Anamnier (Fische, Amphibien) experimentellen Eingriffen zu unterwerfen, und auch die Eröffnung und Operation der Eier niederer Amnioten (Reptilien, Vögel) keine erheblichen Schwierigkeiten bietet, so ist es nahezu aussichtslos, die vielen Eihüllen des Säugetiereies zu durchdringen, um Operationen am Embryo vorzunehmen. Die zukünftige Forschung wird zeigen, ob diese Schwierigkeiten unüberwindlich sind.

Einstweilen sind wir auf Schlüsse aus Mißbildungen angewiesen, die wir fertig vorfinden. Daß es sich dabei in vielen Fällen sicher um regenerative Bildungen handelt, werden wir im nächsten Abschnitt bei Regeneration der Gliedmaßen nachweisen können.

Zusammenfassung des I. und II. Abschnittes.

1) Unbefruchtete Eier des Frosches können Verletzungen so weit regenerieren, daß sie befruchtungs- und entwickelungsfähig bleiben. (W. Roux).

2) Befruchtete Eier des Frosches vor der Furchung regenerieren ebenfalls Verletzungen und vermögen sich zu entwickeln. Die bei den Verletzungen entstehenden „Extraovate“ sind gleichfalls der Entwickelung bis zu einem gewissen Grade fähig (W. Roux, Barfurth),

3) Wird nach der ersten Furchung eine der beiden Blastomeren zerstört (Froschei, W. Roux) oder durch Schütteln entfernt (Echinidenei, H. Driesch, Amphioxusei, E. B. Wilron), so vermag die überlebende Furchungszelle einen halben Embryo (W. Roux, Endres, Morgan und K. Ziegler beim Froschei, Barfurth beim Axolotlei), oder auch einen ganzen Embryo von halber Größe (H. Driesch beim Echinidenei, E. B. Wilson am Amphibienei, W. Roux, O. Hertwig, Morgan beim Froschei, Endres, Herlitzka und Spemann beim Tritonei) zu bilden.

Zur Erklärung dieser Thatsachen kann man eine der Hypothesen verwenden, die von W. Roux und Weissmann einerseits, von O. Hertwig und Driesch andererseits aufgestellt wurden und die ich oben übersichtlich mitgeteilt habe.

4) Die aus isolierten ersten Blastomeren entstandenen Halbbildungen sind nach W. Roux durch Aktivierung des Reserve-Kern-

materials im stande, die fehlende Embryonalhälfte nachträglich zu bilden (Postgeneration).

Nach O. Hertwig dagegen giebt es echte Halbbildungen überhaupt nicht, sondern diese Gebilde sind aufzufassen als annähernd normale Embryonen mit Defekten in untergeordneten Körpergegenden, die nach denselben Gesetzen gebildet werden, wie sie die Entwickelung aus einem normalen Ei beherrschen. Eine Postgeneration hat O. Hertwig nie beobachtet und die Roux'sche Unterscheidung zwischen typischer und atypischer s. regenerativer Entwickelung erkennt er nicht an. Nach meiner Ansicht ist die Postgeneration bewiesen durch die Beobachtungen von Roux und Endres an Froschembryonen, von mir an Extraovaten der Froscheier und von Kopsch an den Embryonen der Knochenfische und Vögel.

5) Nach Verletzungen der Morula und Blastula vom Frosch beobachtete Roux eine der normalen ähnliche regenerative Entwickelung der Objekte. Die Verletzungsstelle wird durch das ausgetretene Eimaterial (Extraovat) vorläufig verschlossen und bildet unter Umständen am Embryo einen Defekt oder ein Anhängsel.

6) An der Gastrula der Amphibien heilen Schnittwunden, die nicht das Dotterlager treffen, leicht durch Zusammenlegen der Ränder (Roux). Dabei vereinigen sich die Ränder der schon differenzierten Keimblätter in normaler Reihenfolge (Barfurth). Treffen die Schnitte das Dotterlager, so entsteht ein größeres Extraovat, welches entweder durch Abschnürung zu Grunde geht oder in feste Verbindung mit dem Ei tritt.

Im ersten Falle erfolgt Regeneration der Keimblätter durch Zellwucherung und Vereinigung der einzelnen Keimblätter unter dem Extraovat.

Im anderen Falle findet durch „Selbstordnung“ der Zellen (Roux) eine provisorische Entwickelung im Extraovat und dann eine postgenerative Vereinigung der Keimblätter um das Extraovat herum unter Benutzung und Nostrifikation der Zellen desselben statt (Barfurth).

Nach Anlage größerer Wunden bildet das bloßliegende Entoderm niemals von sich aus ein neues Ektoderm (Roux). Ebensowenig wandelt sich eines der anderen Keimblätter in ein anderes um (Barfurth, und Driesch für Echiniden). Die Keimblätter sind also in Bezug auf Regeneration specifiziert. Dasselbe gilt von isolierten Komplexen des Ektoderms und des Entoderms.

Die regenerative Potenz ist beim Ektoderm am größten (Barfurth).

7) Auch Embryonen der Amphibien nach Ausbildung der Medullarwülste und nach Schluß des Medullarrohres besitzen eine große Regenerationskraft, die sich in Wundheilung per primam intentionem oder mit Narbenbildung und in schneller Ueberhäutung der Wundränder zeigt. Nach schwereren Verletzungen können auch hier Defekte und Geschwülste entstehen (W. Roux).

8) Durch Blastotomie isolierte Blastomeren des Zweizellenstadiums eines Petromyzoneies liefern je einen kleinen Ganzembryo (E. Bataillon), also eine Doppelbildung. Auch Teleostiereier mit diskoidaler Furchung (Leuciscus rutilus) ergaben unter denselben Bedingungen Doppelbildungen (E. Bataillon). Aus isolierten Blastomeren des Zweizellenstadiums beim Ei von Fundulus erhielt T. H. Morgan Embryonen von ungefähr zwei Drittel der Größe eines normalen.

Nach lokalisierten Verletzungen des Keimringes oder Randringes,

wie sie zuerst von Kastschenko, Rückert und Morgan vorgenommen wurden, beobachtete Kopsch Halbbildungen des hinteren Körperendes mit nachfolgender Postgeneration des fehlenden medialen Mesoderms. Auch bei den hinteren Spaltbildungen (Mesodidymi Oellacher's, Hemididymi Rauber's) wurde nachträgliche Bildung des Mesoderms von Oellacher beobachtet, von Kopsch an experimentell hergestellten Spaltbildnngen der Forelle mikroskopisch nachgewiesen.

9) Nach Verletzungen unbebrüteter Hühnerkeimscheiben mit erhitzter Nadel beobachtete Barfurth nach 24-stündiger Bebrütung regenerative Vergrößerung der Keimscheiben in 2 Fällen. An künstlichen Spaltbildungen (Spina bifida) des Entenembryo, die durch erhöhte Brüttemperatur erzielt waren, stellte Kollmann durch mikroskopische Untersuchung den Beginn der Wundbedeckung durch Vorschieben der Zellen hauptsächlich des Mesoderms fest. Durch lokalisierte Verletzung junger Hühnerkeimscheiben erzielte Kopsch eine Halbbildung des hinteren Körperendes, bei welcher nur die rechten Urwirbel ausgebildet waren. In einem anderen Falle erhielt Kopsch eine hintere Spaltbildung, in deren beiden Aesten die Anfänge der Postgeneration der fehlenden Hälfte für das Medullarrohr vorhanden waren.

Auf Regenerationsvorgänge in vorgerückten Embryonalstadien weisen Beobachtungen von G. Tornier hin, nach welchen bei Reptilien überzählige Wirbel und Doppelköpfe, bei Vögeln doppelte Beckenorgane gefunden wurden. Diese „Mißbildungen" sind nach G. Tornier als Superregenerationen aufzufassen und durch eine Verletzung aufgelöst worden.

Diese Thatsachen sind theoretisch sehr wichtig, weil sie die Regenerationsfähigkeit von Embryonalstadien der Vögel beweisen, während diese Fähigkeit bei erwachsenen Vögeln bis auf unbedeutende Spuren — Regeneration des abgebrochenen Schnabels nach Kennel, Bordage und Barfurth — verloren gegangen ist.

10) Auch bei Säugetierembryonen kommen superregenetische Bildungen vor, die durch Verletzung der Embryonalanlage ausgelöst werden (G. Tornier).

III. Regeneration von Organen bei Wirbeltierembryonen.

Bezeichnet man als „Embryo" den sich entwickelnden Organismus innerhalb seiner Hüllen, so ist dieses Stadium mit dem Ausschlüpfen des jungen Tieres beendigt. Es ist aber bekannt, daß bei mehreren Tierklassen dem fertigen ausgebildeten Zustand noch eine Zwischenstufe vorausgeht, welche dem Embryonalstadium zugerechnet werden kann. Eine solche Zwischenstufe ist der Larvenzustand bei Petromyzonten und Amphibien und das Dottersacksstadium bei Fischen. Da gerade an diesen Stadien die meisten und wichtigsten Regenerationsversuche angestellt worden sind, so müssen sie in diesem Kapitel Berücksichtigung finden.

a) Cyclostomen.

Bei Amphioxus und den ausgebildeten Cyclostomen sind Regenerationsvorgänge bisher nicht bekannt geworden. Dagegen habe ich in jüngster Zeit auf eine Larve von Petromyzon Planeri mit

drei Schwanzspitzen aufmerksam gemacht, die wir auf Grund experimenteller Beobachtungen an Amphibienlarven (BARFURTH) und an Reptilien (G. TORNIER) als regenerative Bildungen anzusehen berechtigt sind. Diese Petromyzonlarve (Querder) zeigte 3 cm vor dem Schwanzende die Teilung in 3 Schwanzspitzen, von denen jede einen hohen Grad von Ausbildung und Selbständigkeit besaß; jede

Fig. 45.

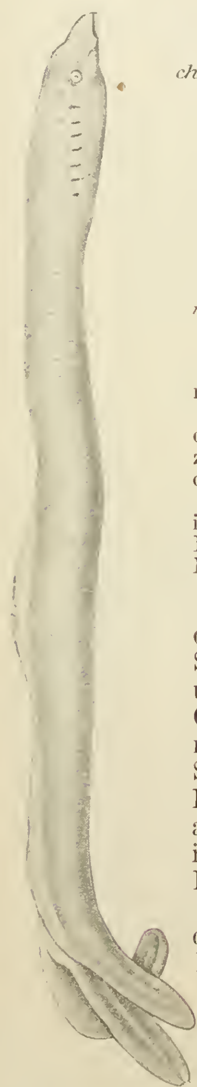


Fig. 46.

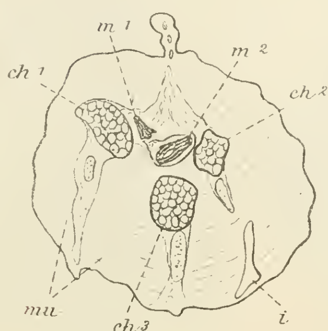


Fig. 47.

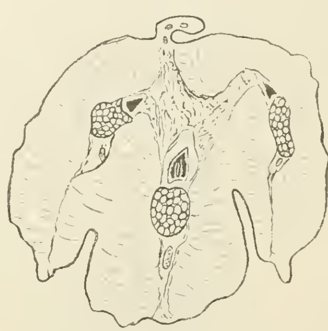


Fig. 45. Petromyzon Planeri (Larve der Umwandlung nahe) mit 3 regenerierten Schwanzspitzen. Natürliche Größe.

Fig. 46. Schnitt 3 durch den Schwanz dieser Larve vor der Gabelung. Die Gabelung der Chorda dorsalis ist schon vollzogen, die des Rückenmarkes beginnt. Vergr. 5 : 1. *ch* Chorda dorsalis. *m* Rückenmark. *i* Integument (Blindsack). *mu* Muskeln.

Fig. 47. Schnitt 22 desselben Präparates. Die Gabelung ist ventral schon makroskopisch sichtbar. Jede Schwanzspitze hat Rückenmark, Chorda dorsalis, Arteria caudalis und quergestreifte Muskulatur. Vergr. 5 : 1.

(Nach BARFURTH, Arch. Entw.-Mech., Bd. IX, 1899.)

derselben enthielt Rückenmark, Chorda dorsalis, Schwanzarterie, quergestreifte Muskulatur (Myomeren) und Integument mit Flossensaum (Fig. 45—47). Eine Cauda trifida von solcher Vollkommenheit und Symmetrie ist bisher in keiner Tierklasse beobachtet worden. Sie erklärt sich aus den drei Faktoren, die für die Entstehung maßgebend waren: aus der Verletzung, aus der Form des Schwanzes und seiner inneren Organe und aus der hier vorhandenen Regenerationskraft.

Daß als auslösende Ursache für die Bildung der Cauda trifida dieses Querders die Art der Verletzung anzusehen ist, darf man aus den später noch zu besprechenden Experimenten an Eidechsen- und Amphibienlarven schließen, welche zielbewußt die Herstellung dieser Mißbildung erreichten. Eine geeignete Verletzung aber war an diesem Objekt möglich durch die Dicke des Rückenmarkes und der Chorda dorsalis und konnte durch den Biß eines Fisches verursacht werden. Die Form der Wunde brachte dann die erhebliche Regenerationskraft durch Bildung von drei Sprossungscentren zur Entfaltung.

b) Amphibien.

Auch in diesem Abschnitt stelle ich die Amphibien vor die Fische. weil an ihnen und ihren Larven die ältesten und wichtigsten Regenerationsstudien gemacht wurden.

1. Centralnervensystem und Sinnesorgane.

Die Angaben über Regeneration des Centralnervensystems bei Amphibien und ihren Larven sind widersprechend. So regenerierte nach Danilewsky (1890) ein Frosch, dessen Großhirnhemisphären vor 9 Monaten vollständig weggenommen waren, eine „cerebrale" Masse. In Regeneraten dieser Art von Fröschen, die auf analoge Weise operiert waren, fand Danilewsky besondere großkernige Zellen mit einem stumpfen oder mehreren feinen Fortsätzen, welche man als junge Nervenzellen betrachten dürfte. Dagegen fand Schaper (1898) bei Froschlarven, denen das Gehirn weggeschnitten war, keine Regeneration, eine Beobachtung, die ich nach Versuchen von R. Rubin (1900) in meinem Institut bestätigen kann. Auch nach Ausrottung eines Teiles des Gehirns oder Rückenmarkes bei Fröschen fand Marinesco (1894) niemals Neubildung von Nervenzellen oder -fasern. Ueber Regeneration des Rückenmarks liegen dagegen positive Angaben vor. Nach Fraisse, Barfurth und Sgobbo wird das Rückenmark im Schwanze von Urodelen und Froschlarven regeneriert. Bei dieser Regeneration wird nach meinen Beobachtungen der angeschnittene Centralkanal provisorisch durch amöboide Fortsätze der Epithelzellen verschlossen, und dann erfolgt etwa nach 2 Tagen die eigentliche Regeneration auf mitotischem Wege von den präexistierenden Epithelzellen aus. Fast regelmäßig wird dabei durch den Druck des Liquor cerebrospinalis die zuerst wenig widerstandsfähige Wand kolbenartig nach Analogie eines Sinus



Fig. 48. Regeneriertes Rückenmark einer Larve von Triton cristatus. 6. Tag der Regeneration. Regeneriertes Stück 3,2 mm lang (bei 17° C regeneriert). *S.* Schnittlänge, an welcher sich die meisten Mitosen finden. *lc* Leukocyten im caudalen erweiterten Teil des Centralkanals und außen. *f* Fetttröpfchen, durch fettig degenerierte Leukocyten entstanden. (Konserviert in Osmium-Chromessigsäure nach Flemming.) Barfurth (2).

caudalis (W. KRAUSE) vorgebaucht. Die hier auftretenden Leukocyten spielen bei der Regeneration keine Rolle, sondern zerfallen.

Unter den Sinnesorganen ist das Auge seit alter Zeit ein bevorzugtes Objekt für Regenerationsstudien gewesen. CL. BONNET

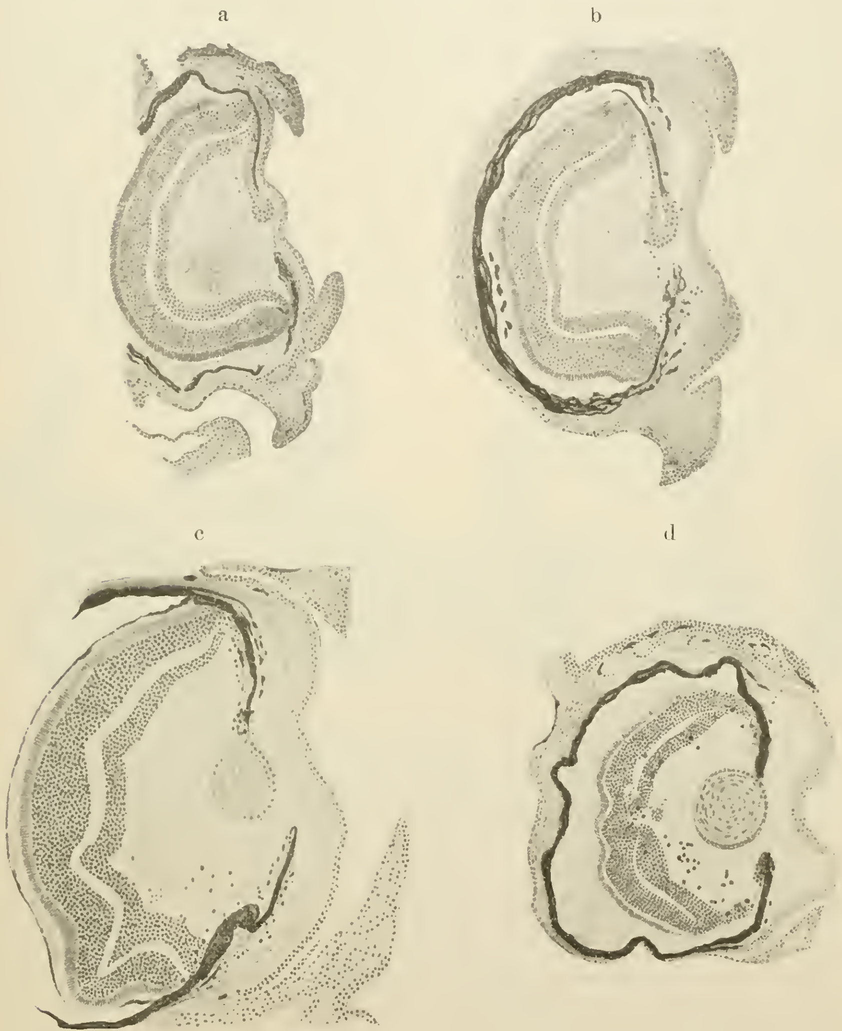


Fig. 48a—d. Linsenregeneration bei Triton taeniatus. (G. WOLFF, Archiv f. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901.)

und BLUMENBACH fanden, daß das Auge der Tritonen niemals regenerierte, wenn der Bulbus vollständig entfernt war; blieb aber ein geringer Teil der Bulbushäute mit dem Opticus in Verbindung, so erfolgte Regeneration, die in einem Falle nach 11 Monaten einen Bulbus lieferte, der viel kleiner war als der normale, aber ihm sonst völlig glich (BLUMENBACH). Auch FRAISSE giebt an, daß ein „operierter" Bulbus dexter in ca. 2 Monaten einen kleineren Bulbus mit goldfar-

bigem Pigment regenerierte. Nähere Angaben über Species, Alter u. s. w. des Versuchstieres, über die Operation und über den Bau des regenerierten Bulbus fehlen. Daß wir Grund haben, diesen Angaben skeptisch gegenüberzustehen, lehren die negativen Ergebnisse der Versuche von Philipeaux und Kochs, der bei Froschlarven und den Larven von Tritonen und Erdsalamandern (Salamandra maculosa) die Augen galvanokaustisch zerstörte und in keinem Falle Regeneration beobachtete. Sobald bei der Operation auch nur eine kleine Menge Glaskörper vorgefallen war, ging das Auge allemal phthisisch zu Grunde, so daß schließlich auf den Schnitten nur noch wenig schwarzes Pigment gefunden wurde.

Erfolgreicher waren die Versuche von Colucci (1891), der größere Stücke des Tritonauges entfernte und dann nicht nur die Regeneration der angeschnittenen Iris, sondern auch die Regeneration der Linse von der Iris aus beobachtete. Auf diese Versuche wurde aber die wissenschaftliche Welt erst aufmerksam, als Gustav Wolff, ohne von Colucci's Arbeit Kenntnis zu haben, den Nachweis führte, daß

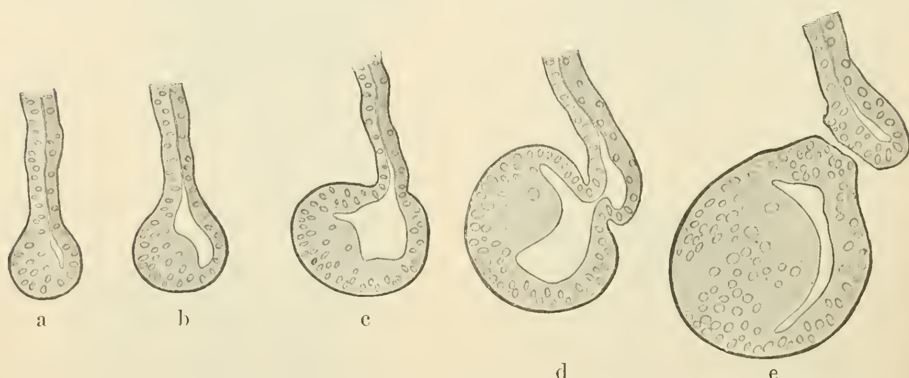


Fig. 49a—e. Dargestellt ist die obere Irishälfte, von deren Pupillarrand sich eine Linse neu bildet. Das vordere Epithelblatt der Iris ist, entsprechend seiner stärkeren Pigmentierung, durch einen etwas dunkleren Farbenton gekennzeichnet. Ein frühes Stadium der Linsenbildung ist in a wiedergegeben; bei b ist bereits ein deutliches Linsenbläschen vorhanden; in c ist es bereits bedeutend gewachsen die Zellen seiner hinteren Wand beginnen ihre Differenzierung in Linsenfasern, und die Abschnürung des Bläschens von der Iris wird am Pupillarrande durch eine leichte Knickung eingeleitet; in d ist dieser Abschnürungsprozeß sehr viel weiter gediehen, und die entstandenen Linserfasern buchten sich in das Lumen des Bläschens weit vor; in e ist die Linse bereits von der Iris abgeschnürt, an beiden Gebilden ist jedoch noch die Stelle ihres ursprünglichen Zusammenhanges erkennbar. Die Beziehung der Wände des Linsenbläschens zu den beiden Epithelblättern der Iris ist aus den Figuren ohne weiteres ersichtlich. (A. Fischel, Archiv f. Entw.-Mech., Bd. XV, 1902.)

nach Herausnahme der Linse aus dem Auge von Urodelenlarven (Triton, Salamandra) die Wiederbildung einer Linse vom unverletzten oberen Irisrande aus erfolgt (1894). Diese wichtige Thatsache, deren große biologische Bedeutung G. Wolff sogleich erkannte, wurde durch Untersuchungen von Erik Müller, A. Fischel, Brachet und Benoit, W. Kochs (für Froschlarven) und P. Röthig bestätigt.

Das Eigenartige dieser Regeneration liegt darin, daß die neue Linse nicht von einem Rest gleichartigen Gewebes, sondern vom Irisrande gebildet wird. Es vermehren sich bei dieser Regeneration

die Zellen am oberen Rande der Pupille und bilden ein epitheliales Knötchen welches zu einem Säckchen wird (Fig. 48a—d, Fig. 49a—e). Der Hohlraum dieses Säckchens ist nichts anderes als die Fortsetzung bezw. Erweiterung des Spaltes zwischen den beiden Epithellamellen der Iris, die hier den verdünnten Rand des Augenbechers bilden, und die Epithelzellen des Säckchens sind die gewucherten Epithelzellen der Iris. Die Zellen der vorderen Seite des Linsensäckchens behalten ihren Charakter als kubische Epithelzellen

Fig. 50.



Fig. 51.

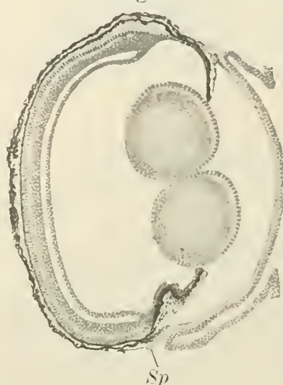


Fig. 50. Schnitt durch die obere Irishälfte einer Salamanderlarve. Die Pars iridica retinae bildet zwei nach rückwärts gewendete Ausfaltungen (*L*), deren centrale Zellen die erste Spur einer Differenzierung, ähnlich der Linsenfaserbildung, zeigen. Die untere Falte liegt unmittelbar hinter dem (neugebildeten) Pupillarrande, die obere, kleinere nahe der Pars ciliaris retinae. In der Höhlung der unteren ein Leukocyt mit einzelnen Pigmentkörnchen. Faltenbildung der vorderen Epithellamelle der Iris entsprechend der gesetzten Wundstelle. 83 Tage nach der Linsenextraktion. Vergr. 310:1.

Fig. 51. Meridionalschnitt durch das Auge einer Salamanderlarve 164 Tage nach der Linsenextraktion. Es haben sich vom oberen Pupillarrande zwei vollkommen normale, mit einem Teil ihres Körpers übereinander gelegene Linsen entwickelt. *Sp* Spalt zwischen Chorioidea und Retina im Bereiche der stäbchenfreien Zone der letzteren. Vergr. 47:1.

(A. Fischel, Anat. Hefte, Bd. XIV, 1901.)

und werden zum Linsenepithel, diejenigen der hinteren Seite dagegen verlängern sich und bilden sich zu Linsenfasern um. Die Trennung der Linse von ihrem Mutterboden (hier dem Irisepithel) erfolgt bei der Regeneration bedeutend später als bei der Ontogenie. (G. Wolff.)

Weitere Versuche haben dann ergeben, daß bei dieser merkwürdigen Regeneration nicht nur gelegentlich zwei (Colucci, Brachet und Benoit, Fischel,) sondern sogar drei und vier Anlagen (Fischel) von Linsen entstehen können, daß nicht der obere Irisrand allein sie zu liefern vermag, sondern in selteneren Fällen auch der untere und seitliche (A. Fischel, G. Wolff, F. Reinke) und daß alle Zellen der sekundären Augenblase die Fähigkeit haben, im gegebenen Falle sich zu Linsenfasern zu differenzieren [1]) [Bildung von linsenähnlichen Körpern, „Lentoiden“

1) Nach C. Herbst sind die Potenzen zur Linsenbildung wahrscheinlich auf dem ganzen Ektoderm des Kopfes verteilt und werden durch einen formativen

in der Retina, A. Fischel, Fig. 52a—b]. Wird die Linse nicht vorn, sondern hinten von der Mundhöhle aus herausgeholt, so erfolgt die Linsenregeneration trotzdem (G. Wolff). Ebenso erfolgt sie, wenn die herausgenommene Linse durch einen Fremdkörper (Kartoffelstück, Brotkügelchen) im Pupillenraum ersetzt wird (A. Fischel). Werden die Versuchstiere nach Entfernung der Linse dauernd in Rückenlage gehalten, entweder mittels Durchschneidung des Halsmarkes (G. Wolff) oder durch Aetherisierung (F. Reinke), so entwickelt sich auch bei diesen Larven die neue Linse vom oberen Irisrand, obgleich er seiner Lage nach der untere war.

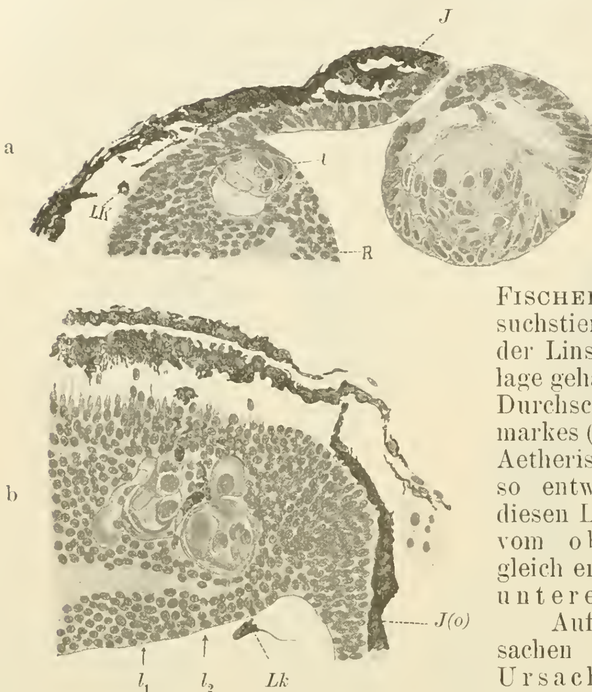


Fig. 52a—b. Linsenregeneration und Lentoidbildung nach A. Fischel (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XV, 1902).

Auf Grund dieser Thatsachen können wir über die Ursache dieser merkwürdigen Regeneration zunächst sagen, daß sie nicht in der Schwerkraft liegt, also keine „Barymorphose“ ist (G. Wolff); denn die Linse bildet sich auch bei den in Rückenlage gehaltenen Tieren am oberen (also in der Rückenlage unteren) Pupillarrande. Die auslösende Ursache liegt auch nicht lediglich in dem Reiz, den der Pupillarrand beim Durchtritt der Linse von vorn empfängt, da die Regeneration auch nach Entfernung der Linse von hinten her erfolgt (G. Wolff). Trotzdem aber muß der Verlust der Linse, das Fehlen des Specifischen (H. Driesch), die Auslösung des Regenerationsvorganges sein, denn dieser Verlust veranlaßt die Iris zu ihrer „zweckmäßigen“ (G. Wolff) Reaktion. Welches die Reize sind, die die Iris hierzu anregen, läßt G. Wolff dahingestellt. Ich bin mit A. Fischel der Meinung, daß wir sie in den mit der Setzung des Defektes notwendigerweise verbundenen Alterationen der Iris zu suchen haben, da die normale Beschaffenheit der Iris und ihre specifische Nachbarschaft jedenfalls gestört wird, mag die Linse nach vorn oder nach hinten aus dem Irisrahmen entfernt werden. Wir werden dann durch diese Beobachtungen belehrt, daß eine Regeneration nicht bloß durch eine Wunde ausgelöst werden kann, sondern daß unter Umständen eine viel leichtere Alteration zur Auslösung genügt.

Reiz, der von der Augenblase auf das Ektoderm ausgeübt wird, in Thätigkeit gesetzt (H. Spemann). Hierfür würden die von mir und O. Dragendorff bei Hühnerembryonen beobachteten „Lentoide“ sprechen.

Ferner geben uns die bisher ermittelten Tatsachen eine Unterlage zur Beantwortung der Frage, woher die Iris die Fähigkeit zur Regeneration der Linse hat.

G. WOLFF, der mit H. DRIESCH u. A. die Erscheinungen der organischen Welt vom vitalistisch-teleologischen Standpunkte aus betrachtet, ist der Ansicht, daß die Regeneration der Urodelenlinse nicht nur ein zweckmäßiger Vorgang ist — was alle Untersucher anerkennen —, sondern daß sich in ihr auch eine primäre Zweckmäßigkeit offenbart, d. h. eine solche, die nicht auf Vererbung zurückgeführt werden kann und deshalb nach darwinistischen Prinzipien nicht zu erklären ist.

Indessen geben die neuen Ermittelungen von A. FISCHEL doch wohl die Möglichkeit, eine Erklärung des Rätsels auf Grundlage der Vererbung zu versuchen.

Nach den Untersuchungen von A. FISCHEL kann es wohl als sicher gelten, daß alle Zellen der sekundären Augenblase bei den Urodelen die Fähigkeit haben, sich gegebenen Falls in Linsenfasern zu differenzieren[1]). Man kann darin mit K. HERBST und FISCHEL den Rest einer ursprünglich dem ganzen Ektoderm des Kopfes zustehenden Potenz sehen, die sich nach Differenzierung der Gehirnbläschen im Zwischenhirnbläschen erhielt, und bei der normalen Entwickelung z. B. auch die Linse des Parietalauges zu liefern vermag. Die in den Zellen der sekundären Augenblase schlummernde Fähigkeit der Linsenfaserbildung wird dann durch die Entfernung der Linse geweckt und äußert sich in der Bildung einer neuen Linse. Daß hierbei der Pupillarrand bevorzugt ist, liegt nach FISCHEL wohl daran, daß hier der zur Linsenbläschenbildung günstigste Ort ist und daß er außer-



Fig. 53 I—III. Drei hypothetische Entwickelungsstadien der Umwandlung des blasenförmigen Auges in ein becherförmiges. *li* innere Linse. *le* äußere Linse. Die innere Linse ist die phylogenetisch ältere, die äußere die jüngere Bildung. (Nach W. SCHIMKEWITSCH, Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.)

dem bei Entfernung der Linse wohl noch eine besondere direkte Reizung erfährt. Warum ferner der obere Irisrand in der Regel die neue Linse bildet, ist zur Zeit noch dunkel; indessen wirft etwas Licht in dieses Dunkel die von W. SCHIMKEWITSCH ausgesprochene Hypothese, daß die jetzige epidermale äußere Linse des Wirbeltierauges wahrscheinlich eine phylogenetisch jüngere Erwerbung ist, daß die ursprüngliche phylogenetisch ältere Linse eine innere war, wie wir sie jetzt im Parietalauge von Reptilien finden, und daß diese innere Linse

1) H. DRIESCH bezeichnet neuerdings diese Eigentümlichkeit von Organanlagen als „Aequipotentialität" (1902), will sie aber nicht wie FISCHEL dem ganzen Augenbecher, sondern nur der Iris zuerkennen.

entsprechend der Einstülpung der unteren Augenblasenwand (Fig. 53 I—III) am oberen Irisrande lag. Nach dieser Hypothese ruft also die Entfernung der phylogenetisch neueren äußeren Linse im Auge der Amphibien das Erscheinen sehr alter Anlagen der inneren Linse hervor, d. h. der Linse der primären Augenblase. Wenn diese Erklärung auch durchaus hypothetisch ist, so hat sie doch ohne Zweifel eine Stütze in der Stammesgeschichte der Augen und giebt uns die Möglichkeit, die rätselhafte Linsenregeneration des Amphibienauges auf Vererbung von einem phylogenetisch älteren Modus der Linsenbildung zurückzuführen. Hiermit ist für eine wirkliche Erklärung ja noch nicht viel gewonnen, aber wir haben wenigstens das uns ganz neue Rätsel dieser Linsengeneration bei dem schon länger diskutierten Problem der Vererbung untergebracht.

Aus der eigenartigen Regeneration der Urodelenlinse haben nun einige Forscher, z. B. O. Hertwig und H. Driesch, den Schluß gezogen, daß durch sie das „Dogma von der Specificität der Zellen" (O. Hertwig) im Prinzip nachhaltig erschüttert sei. Wir haben durch die Entdeckung von G. Wolff allerdings erfahren, daß die Zellen des Pupillarrandes der Urodelen bei der Regeneration nicht nur ihres gleichen wiedererzeugen, sondern sich auch unter geeigneten Bedingungen in Linsenfasern umwandeln können. Aber wir haben weiterhin durch die Untersuchungen von Vialleton, Grynfeltt, Heerfordt und Nussbaum gelernt, daß bei der normalen Entwickelung die Zellen des Pupillarrandes bei Wirbeltieren sich auch zu glatten Muskelfasern (M. dilatator pupillae) umwandeln können. Die Zellen des Augenbechers, besonders die des Pupillarrandes, haben also überhaupt mehrfache morphologische Potenzen und nähern sich dadurch dem indifferenten Typus der Keimblätterzellen. Unsere Erfahrungen über die Leistungsfähigkeit der Zellen sind also allerdings dahin erweitert worden, daß wir jetzt für die normale, wie für die regenerative Entwickelung drei Arten von Zellen kennen: a) totipotente, nämlich die befruchtete Eizelle und die ersten Blastomeren; b) multipotente, z. B. die Keimblätterzellen und die Zellen des Augenbechers; c) unipotente, d. h. alle endgültig differenzierten Gewebszellen: Muskelzellen, Nervenzellen, Drüsenzellen u. s. w.

Die Entstehung dieser verschiedenen Qualitäten kann man sich sowohl nach der Roux-Weismann'schen Hypothese einer erbungleichen Zellteilung und eines Reserve-Idioplasmas, als auch nach der O. Hertwig'schen Hypothese einer erbgleichen Zellteilung mit späterer Protoplasmadifferenzierung zu erklären suchen. Für die unipotenten Zellen aber gilt ohne Zweifel nach wie vor die durch zahllose Beobachtungen sichergestellte Lehre von der „Specietät der Gewebe".

Mit diesem Ausdruck bezeichne ich die Eigenart der Gewebe, kraft welcher sie nur Elemente ihrer Art regenerieren. Das häßliche Wort Specificität, welches von den Franzosen gebraucht wird (specificité), kommt, wie mir mein philologischer Kollege Kern freundlichst mitteilt, im Lateinischen nicht vor. „Specificus" findet sich erst bei dem Philosophen Boëthius; davon wäre als richtige Bildung „specificentia" nach Analogie von „magnificentia" abzuleiten; aber auch dieses Wort existiert nicht im Lateinischen. Das Wort „Specifität", welches ich früher wegen seiner Kürze angewandt habe (ebenso Ziegler, Driesch u. A.), ist keine richtige lateinische Bildung und nur aus dem Fran-

zösischen zu erklären. Eine richtige und brauchbare lateinische Bezeichnung ist specietas = qualitas, Specietät, wofür wir im Deutschen das schöne Wort „Eigenart" haben.

2. Schwanz.

Schon der berühmte Experimentator Spallanzani wußte, daß die Regenerationsfähigkeit der Schwanzspitze bei Amphibienlarven unbegrenzt ist; nach wiederholter Amputation wächst sie immer wieder. Die Schnittgrenze hebt sich noch lange Zeit dadurch deutlich ab, daß das Regenerat heller ist als der centrale Schwanzstummel. Die Regeneration geschieht nach meinen Versuchen (1891) mechanisch in der

Fig. 54.

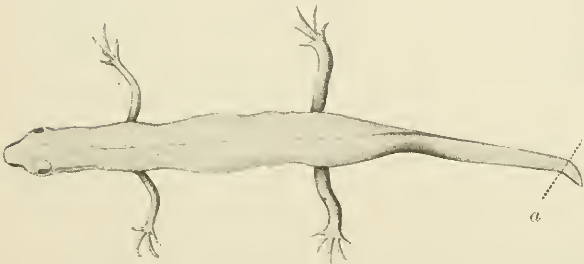


Fig. 55.

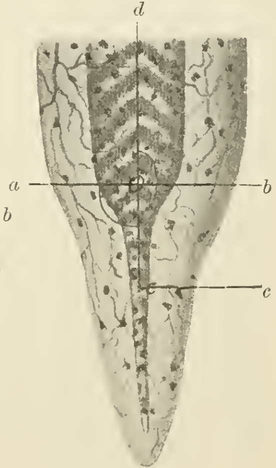


Fig. 56.

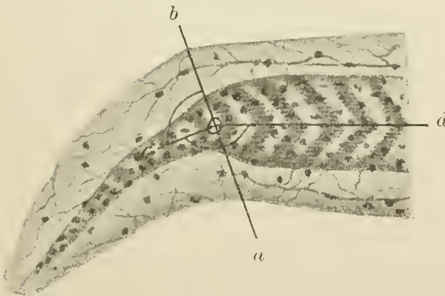


Fig. 57.

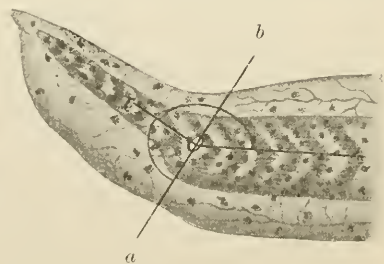


Fig. 54. Triton taeniatus mit schief regeneriertem Schwanzende. *ab* Schnittrichtung, auf welcher die Achse des Regenerates senkrecht steht.

Fig. 55—56 veranschaulichen an Froschlarvenschwänzen bei Lupenvergrößerung, wie die Regeneration der Schwanzspitze bei verschiedener Schnittrichtung erfolgt. Es bedeutet *ab* die Schnittrichtung, *od* die Achse des alten, *oc* die Achse des regenerierten Schwanzstückes. $\angle aoc$ mag kurz als Regenerationswinkel, $\angle cod$ als Streckungswinkel bezeichnet werden.

Fig. 55. Gerade regeneriertes Schwanzende einer Larve von Rana fusca. $\angle aoc = 90^\circ$, $\angle cod = 180^\circ$.

Fig. 56. Schief unten regeneriertes Schwanzende einer Larve von Rana fusca.

Fig. 57. Schief oben regeneriertes Schwanzende einer Larve von Rana fusca. (Nach Barfurth, Archiv mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.)

Weise, daß sich die Achse des Regenerates senkrecht auf die Schnittebene stellt, also gerade, schief nach oben oder schief nach unten, eine Regel, die für die Regenwürmer von Morgan (1895) und Hescheler (1896), für Seesterne von King (1898), für Knochenfische von Morgan (1900) bestätigt wurde[1]). Im Laufe des Wachstums wird eine schief regenerierte Schwanzspitze gestreckt. Hierbei wirkt ohne Zweifel die Schwimmfunktion des Schwanzes erheblich mit. Das ergiebt sich aus Versuchen, bei welchen ich eine Anzahl von Froschlarven mit schief regenerierten Schwanzspitzen in tiefes, eine andere Anzahl in seichtes Wasser brachte, so daß die ersteren schwimmen konnten, die andere Gruppe aber nicht. Bei den Schwimmern ergab das Gesamtresultat der Versuche einen Streckungswinkel von 174°, bei den Nichtschwimmern nur 153°; die Funktion hatte also eine größere Streckung von 21° zu stande gebracht. Da freilich auch bei Nichtschwimmern eine Streckung, wenn auch langsamer, erfolgt, so muß man schließen, daß nicht die Funktion allein, sondern auch andere Kräfte (Schwerkraft und Selbstregulation des Organismus im Sinne von E. Pflüger und W. Roux) als streckende Faktoren wirken. Jedenfalls aber beweisen diese Versuche, daß eine „funktionelle Orthopädie“ (W. Roux) vorkommt.

H. Driesch hat zur Erklärung dieser Streckung die Ansicht ausgesprochen, daß, neben anderem, vielleicht eine kombinierte Aktion von Inaktivitätsatrophie und Aktivitätshypertrophie in Frage komme, also eine Aktion im Sinne der ursprünglichen Auffassungsweise Roux's, freilich ohne den „Kampfbegriff“, d. h. ohne Annahme des „Kampfes der Teile im Organismus“; dann könnte hier nach Driesch vielleicht Atrophie nicht thätiger und Hypertrophie thätiger Muskelelemente angenommen und die Formänderung als Resultat beider aufgefaßt werden (Resultate und Probleme, 1898). Gegen diesen Erklärungsversuch habe ich nichts einzuwenden.

Ganz resigniert steht einstweilen T. H. Morgan diesem Problem gegenüber. Morgan hat an der Schwanzflosse der Knochenfische eine der meinigen an Amphibienlarven entsprechende Beobachtung gemacht und vergleicht die nachfolgende Streckung mit der Streckung eines schief regenerierten Planaria-Kopfes. „Diese Aenderung wird bewirkt durch stärkeres Wachstum einer Seite, aber die Faktoren, die dieses zu Stande bringen, sind uns gänzlich unbekannt“. (Archiv Entw.-Mech., Bd. X, 1900). Morgan bemerkt dazu, daß dieses Problem zwar unser höchstes Interesse erregen muß, daß aber seine Analyse zur Zeit gänzlich über unsere Kraft geht — es sei denn, daß wir uns auf den vitalistischen, teleologischen Standpunkt stellen.

Gegen die von mir experimentell begründete Auffassung einer „funktionellen Orthopädie“ schief gewachsener Schwanzspitzen ist neuerdings G. Tornier aufgetreten. Nach Erörterung der von mir mitgeteilten Beobachtungen über Schiefwachsen von Gabelzinken bei regenerativer Bildung der Cauda bifida (s. weiter unten) sagt er: Die ‚Funktion‘ ruft also dieses Auf- und Abwärtswachsen der Schwanzspitze nicht aktiv hervor, daher sind diese Vorgänge auch nicht Folgen einer funktionellen Orthopädie; die Funktion begünstigt aber als Reizmittel, d. h. indem sie

---

1) Hierher gehört wohl auch die Beobachtung von Driesch, daß eine schiefe Schnittfläche auch eine schiefe Anlage der angelegten Tentakelkränze bei Tubularia zur Folge hat (1896).

als ‚Arbeitgeberin‘ eine gesteigerte Blutzufuhr zu dem arbeitenden Schwanz veranlaßt, ein beschleunigtes Wachsen desselben, also auch schnelleren Verlauf seiner Spitzenverbildung“. Die Ursache der Streckung schief gewachsener Schwanzspitzen sieht G. Tornier lediglich in einem ungleichartigen Wachsen der Einzelpartieen in diesen Objekten, nicht in einer „Selbstregulierung des Organismus“. Gegen diese Deutung sage ich mit H. Driesch: Gerade in dem Wachsen zeigt sich ja die Regulation: weil das Wachsen zu normalen Verhältnissen führt, ist es regulatorisch. (Vgl. H. Driesch, Die organischen Regulationen, Leipzig 1901.)

Die Schnelligkeit der Regeneration ist wesentlich abhängig von der Temperatur, wie schon Spallanzani und Leydig beobachteten und wie ich durch Versuche festgestellt habe. Amphibienlarven regenerieren bei 10° C fast überhaupt nicht, bei 28° C sehr schnell. Dagegen hat die Ernährung keinen wesentlichen Einfluß auf die Regeneration, da hungernde Tiere gerade so gut regenerieren wie gut genährte.

Theoretisch bedeutsam ist die von mir experimentell begründete Thatsache, daß selbst solche Froschlarven noch die abgeschnittene Schwanzspitze regenerieren, welche der Metamorphose und damit der Rückbildung des Schwanzes nahe stehen. Es folgt daraus, daß die Amputation des Schwanzes keineswegs die Metamorphose beschleunigt und daß die Regeneration ganz unabhängig von der normalen Entwickelung (Metamorphose) verlaufen kann.

Außerdem ist dieses Resultat ein Analogon zu den vergeblichen Versuchen, durch welche man künstliche Verstümmelungen zu vererben gesucht hat. Aus meinen Versuchen ergiebt sich, daß solcher Eingriff nicht einmal die Entwickelung des Individuums wesentlich beeinflußt, da nicht die offenbar vorteilhaftere Metamorphose mit Rückbildung des Schwanzes, sondern nur die einfache Rgeneration angestrebt wird. Wenn also diese Verstümmelungen das Individuum so wenig alterieren, so ist das Ausbleiben einer Einwirkung auf die Art noch verständlicher.

Ferner ist von Interesse die Beobachtung, daß unter Umständen ein durch Verletzung hergestellter centraler Schwanzstummel zwei Schwanzenden regenerieren kann. Diese Mißbildung, die ich „Cauda bifida“ genannt habe, ist am längsten bei Reptilien bekannt, aber von Bruch, mir, John, Hinderer, Wolterstorff, Werner und G. Tornier auch bei Amphibien und ihren Larven beobachtet worden. Sie ist nicht zu verwechseln mit einer bei jungen Amphibienlarven vorkommenden Hemmungsmißbildung, bei welcher die normale Verwachsung der paarigen Schwanzanlagen, der „Schwanzknospen“ (O. Hertwig), ausbleibt, die also nach Analogie von „Asyntaxia medullaris“ als „Asyntaxia caudalis“ zu bezeichnen wäre. Die Cauda bifida entsteht immer durch Regeneration. Das beweisen meine Versuche an Amphibienlarven, bei welchen die künstliche Herstellung der Gabelschwänze gelang, und die gleichzeitig von G. Tornier erzielte experimentelle Bildung der Cauda bifida und trifida bei Eidechsen. Meine Versuche wurden so angestellt, daß mit einer heißen Nadel ca. 1 cm von der Schwanzspitze der dorsale Teil des Mittelstückes, welches Rückenmark, Chorda dorsalis, Arteria caudalis und die quergestreifte Muskulatur

enthält, durchsengt wurde. Bei dieser Verletzung wird das Rückenmark ganz durchbohrt und die Chorda dorsalis dorsalwärts angesengt. Da nun das verletzte Schwanzende weiter wächst, während gleichzeitig an der Verletzungsstelle durch regenerative Sprossung

Fig. 58.

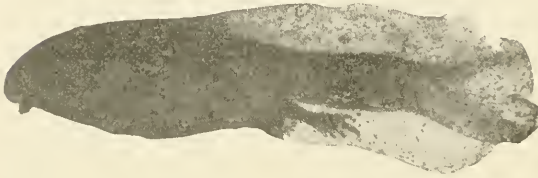


Fig. 61.



Fig. 59.

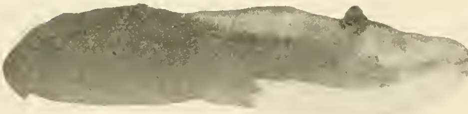


Fig 60.



Fig. 58. Larve von Rana fusca mit Cauda bifida. Mittelstück gegabelt und Integument eingekerbt. (Das Integument ist durch Reizversuche und Aufkleben für die Photographie etwas verletzt.)

Fig. 59. Ebenso. Der obere Ast des Mittelstückes ragt in die Verletzungsstelle aufwärts hinein und zeigt eine laterale Hautfalte.

Fig. 60. Ebenso. Der obere Ast des Mittelstückes ist genau der Verletzungsstelle entsprechend aufwärts gewachsen.

Fig. 61. Querschnitt durch die regenerierte Schwanzspitze einer Larve von Rana fusca. Cauda bifida. Doppelte Chorda dorsalis, doppeltes Medullarrohr, doppelte Muskulatur. Vergr. 50: 1. (Fig. 58 bis 60 sind nach Photographieen dargestellt, Fig. 61 ist mit dem His'schen Embryoskop gezeichnet. Barfurth, Archiv Entwickl.-Mechan., Bd. IX, 1899).

ein zweites Schwanzende entsteht, so ergiebt sich eine Gabelung des Schwanzes. Diese Gabelung erstreckt sich wesentlich auf das Mittelstück. In der Regel haben beide Gabeläste einen gemeinsamen Hautsaum, doch kommen auch getrennte Hautsäume vor. Jeder Ast der Gabel enthält Chorda dorsalis, Gefäß (Arteria caudalis), quergestreifte Muskulatur und in der Regel auch Rückenmark (Fig. 60). Letzteres hängt aber nur am dorsalen Ast mit dem persistierenden Rückenmark zusammen, aus dem es durch Regeneration entstanden ist. Das Rückenmark des centralen Gabelastes ist das durch die Operation abgetrennte periphere Stück des ursprünglichen

Rückenmarkes, welches nicht nur bestehen bleibt, sondern merkwürdigerweise auch weiterwächst. Nach diesen Versuchen und Beobachtungen ist also die Cauda bifida weder als unvollkommene Doppelbildung aufzufassen (Bruch), noch auch abhängig von der Entstehung des Schwanzes aus einem linken und rechten Anlagematerial (O. Hertwig), sondern sie ist eine selbständige Leistung der Regeneration, die durch Verletzungen ausgelöst wird und zu den Erscheinungen gehört, die ich als „Superregenerationen" bezeichnet habe (1894). Diese Versuchsergebnisse sind durch Beobachtungen von John, Hinderer, Woltersdorff, Werner und G. Tornier an Larven und erwachsenen Tieren anderer Amphibienarten bestätigt worden. Einer Mitteilung von G. Tornier, der diese Verbildungen und ihre Entstehungsursachen eingehend untersucht hat, entnehme ich Fig. 61—63. Fig. 61 zeigt einen Triton vulgaris im Hochzeitskleid mit Gabelschwanz, der in der freien Natur entstanden ist. Die Spitze *s* wurde durch eine verbiegende Kraft so stark nach unten gedrückt, daß seine Wirbelsäule im Biegungsscheitel d. h. im 12. Wirbel von oben, nach unten abbrach, wobei am Schwanzstumpf der Kopf des durchbrochenen Wirbels hängen blieb, während die losgelöste und nach unten verschobene Schwanzspitze *s* mit dem Hinterende dieses Wirbels beginnt. Der Wirbel ist in seinem kleinsten Querschnitt, also an der Stelle des geringsten Widerstandes gegen Verbiegung, durchbrochen, während die über ihm liegenden Schwanzweichteile gleichfalls zerrissen wurden. Aus dieser Wunde ist dann eine überzählige Schwanzspitze (*s'*) herausgewachsen, und zwar als oberste und längste der beiden Gabelzinken dieses Schwanzes. Die mangelhaft ausgebildeten Wirbel sind sofort im Röntgenbilde als regenerierte zu erkennen und wachsen unmittelbar aus dem Wirbelkopf heraus, der am Schwanzstumpf stehen blieb, indem dieser Wirbelkopf selbst das ihm fehlende Hinterende mitersetzte. Es nimmt also die Neubildung die Stelle des abgebrochenen Schwanzendes ein.

Das Röntgenbild zeigt ferner, daß der Wirbelrest, mit dem die abgebrochene Schwanzspitze (*s*) beginnt, weder einen Wirbelkopf regeneriert hat, noch mit den Schwanzstumpfwirbeln oder regenerierten nachträglich verwachsen ist, daß ihn vielmehr ein ansehnlicher Raum



Fig. 62. Triton vulgaris ♂, mit Gabelschwanz. *s* ursprüngliche Schwanzspitze, die durch eine verbiegende Kraft stark nach unten gedrückt wurde, so daß die Wirbelsäule in der Höhe des 12. Wirbels von oben abbrach und aus der Wunde eine Stiefschwanzspitze (*s'*) regeneriert wurde.

davon trennt. Deshalb waren beide Schwanzspitzen auch etwas aneinander beweglich. Endlich zeigt dieser Schwanz (Fig. 62), daß beide Zinken mit einem breiten Hautsaum versehen sind, wie ihn der männliche Schwanz als Hochzeitsschmuck trägt.

Gleich mir ist auch G. Tornier der Ansicht, daß die Art der Verletzung maßgebend ist für die oft wunderbaren Formen der

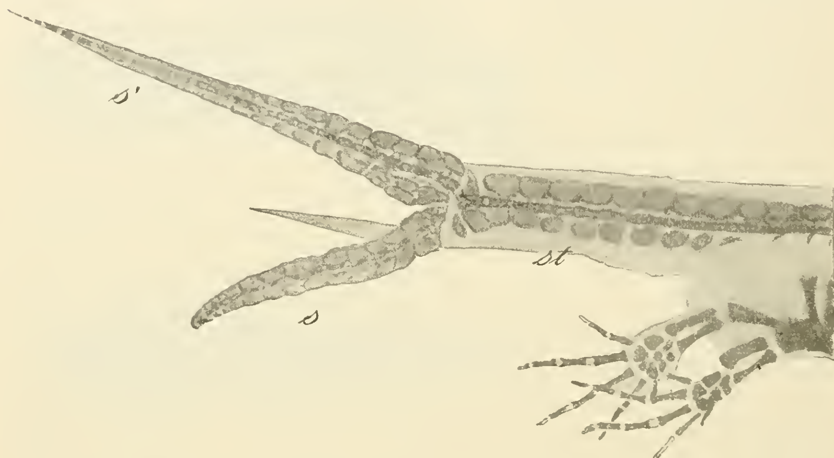


Fig. 63. Dasselbe Tier im Röntgenbilde. (G. Tornier, Zool. Anz., Bd. XXIII, 1900.)

Regenerate am Schwanzende. Bei Entstehung der Cauda bifida ist besonders die Wundgröße nach G. Tornier von Einfluß. Während mäßig große Wunden überzählige Schwanzspitzen nach Art der von mir experimentell hergestellten liefern, kann bei Maximalgröße der



Fig. 64. Axolotl (Siredon pisciformis) mit Gabelschwanz. Der Embryo wurde der Eihülle entnommen und der Schwanz von unten angeschnitten, so daß der Schnitt gerade noch die Schwanzchorda durchschnitt. Die Stammschwanzspitze (*s*) blieb erhalten, und aus der Wunde regenerierte eine zweite längere Schwanzspitze (*s'*). (G. Tornier, Zool. Anz., Bd. XXIII, 1900.)

Wunde die überzählige Schwanzspitze zu derselben Größe auswachsen, wie die ursprüngliche Schwanzspitze, oder kann sie gar im Wachsen überflügeln (Fig. 64).

Bei den Regenerationsvorgängen dieser Art verhalten sich nach G. Tornier die Anlagen der Hautgebilde und die der Skeletteile verschieden: von den neuentstehenden Hautgebilden werden zuerst die Basalpartieen, dann nacheinander die weiter spitzenwärts stehenden und zuletzt erst die Spitzenbezirke selbst angelegt; dagegen werden von den zugehörigen Knochenbezirken zuerst die Spitzenpartieen angelegt, und dann entstehen die übrigen, von den Spitzen- zu den Basalpartieen rückschreitend, zwischen der Spitze und der Knochenwundstelle.

Auch an den Wirbeln können nach G. Tornier regenerative

Vorgänge auftreten. Wenn ein Wirbel, etwa durch seitliche Verbiegung der Wirbelsäule, einreißt, kann an der Wundstelle durch Superregeneration ein überzähliger Wirbel entstehen. Solche Mißbildungen hat H. ADOLPHI an der Wirbelsäule anurer Amphibien beobachtet und als Atavismen aufgefaßt; G. TORNIER hält sie für Superregenerate.

3. Kiemen und Kiefer.

Es ist eine längst bekannte Thatsache, daß Amphibienlarven und Perennibranchiaten (z. B. Siredon pisciformis) in der Gefangenschaft und wohl auch in der Freiheit sich gegenseitig Gliedmaßen, Schwanzende, Kiemen und andere Körperteile abreißen und verschlingen. Alle diese Teile regenerieren leicht, so auch die Kiemen (FRAISSE, 1885, p. 156). Die Gewebe in denselben (Gefäße, Bindegewebe, Epidermis) regenerieren dabei nach dem Modus der Gewebsregeneration, der am Schlusse dieses Abschnittes zusammenfassend dargestellt werden soll.

Daß auch abgeschnittene Ober- und Unterkiefer regeneriert werden, war schon SPALLANZANI bekannt. Er macht auf die Knochen, Muskeln, Gefäße u. s. w. in den Kiefern (bei Triton) aufmerksam und sagt dann: „Schneidet man nun diese Kinnbacken weg, so wachsen alle besagte Teile wieder, wie bei den Beinen und dem Schwanze“ (1769, p. 65).

4. Gliedmaßen.

Die Regeneration verloren gegangener Gliedmaßen war schon den Alten (ARISTOTELES) bekannt. In der freien Natur sind die Gliedmaßen der Amphibien am häufigsten Verletzungen durch Bisse der Genossen ausgesetzt und bieten deshalb auch am häufigsten die Erscheinung der Regeneration. So erklärt es sich, daß sie auch zu Experimenten von allen Körperteilen am meisten benutzt wurden. Schon SPALLANZANI stellte durch Versuche fest, daß junge Salamander in den Sommermonaten Juni, Juli und August sechsmal einen neuen Anwuchs der 4 Beine reproduzierten, daß alte Salamander (Tritonen) sehr langsam, junge sehr schnell regenerieren, daß gerade soviel Knochen wieder wachsen können, als weggenommen werden, daß aber auch manchmal zu wenig und manchmal zu viel gebildet werden u. s. w. (1769, p. 62).

SPALLANZANI giebt an, daß die Reproduktion auch stattfindet, „wenn man ein oder auch alle 4 Beine am Leibe des Tieres aus den Gelenken bricht“ (p. 54). Dagegen regenerieren nach FRAISSE und WENDELSTADT exartikulierte Gliedmaßen der Amphibien nicht[1]). Wer hier recht hat, wird durch weitere Versuche zu entscheiden sein. Von PHILIPEAUX stammt die Beobachtung, daß die Gliedmaßen sich nur regenerieren, wenn wenigstens der Basalteil erhalten bleibt, daß also z. B. Vorderbeine nur regenerieren, wenn das Schulterblatt oder wenigstens ein Teil desselben am Körper zurückbleibt (1867, p. 1204; 1876, I, 1162).

Obgleich den Anuren die Fähigkeit der Gliedmaßenregeneration nicht fehlt, ist sie doch derjenigen der Urodelen nicht zu vergleichen. Mit größter Leichtigkeit und geradezu übersprudelnder Produktivität

1) Diese Beobachtung schreibt FRAISSE (p. 37) PHILIPEAUX zu. An den citierten Stellen aber (Comptes rendus, 1866 und 1876) spricht PHILIPEAUX nur von Totalexstirpation der Extremität mit Schulterblatt, nicht von Exartikulation.

vollzieht sie sich beim mexikanischen Molch (Axolotl), dann mit abnehmender Leichtigkeit bei Triton, Salamandra, Pleurodeles und vielen anderen Urodelenspecies (Towle); bei Proteus und Siren lacertina erzielte Wiedersheim dagegen keine Regeneration. Spallanzani machte die Beobachtung, daß „unter bereits völlig erwachsenen Salamandern (Tritonen? Ref.) sich der neue Anwuchs eher bei den kleinen als bei den größeren Gattungen (Species? Ref.) zeigt" (p. 55).

Die Regeneration kann an der Vordergliedmaße vom proximalen Teile (Schultergürtel) bis zum distalen (Digiti) in jedem Querschnitt erfolgen und stellt den weggenommenen peripheren Abschnitt wieder her. Die Art dieser Regeneration entspricht im wesentlichen der ontogenetischen Bildung, obgleich über die Einzelheiten noch manche Aufklärung nötig ist: Es entsteht zuerst, wie schon Spallanzani, Bonnet u. A. beobachteten, ein kleiner Stummel ohne Gliederung, dann bilden sich am peripheren Ende kleine Kegel als Anlage der Finger oder Zehen, und dann wird unter allgemeinem Längenwachstum die Beugung des Vorderarmes gegen den Oberarm, der Carpus und der Metacarpus deutlich.

Nachdem wir durch Goette, Strasser u. A. die Entwickelung

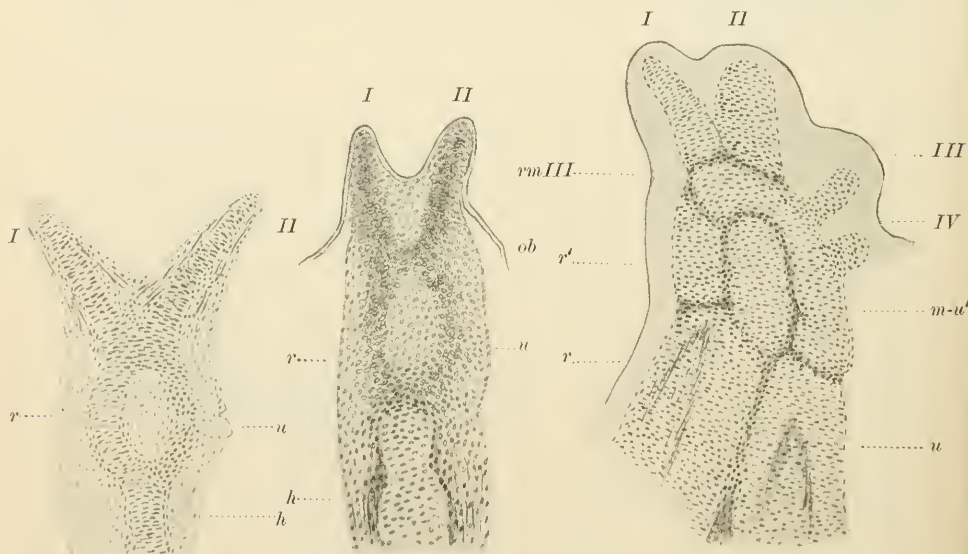


Fig. 65. Volarseite des linken Armes einer ganz jungen Larve von Triton cristatus.

Fig. 66. Volarseite des regenerierten linken Armes einer etwas älteren Larve von Triton crist.; die Amputationsstelle liegt dort, wo der Humerus sich gegen sein distales Ende plötzlich verschmälert.

Fig. 67. Dorsalansicht des regenerierten rechten Armes eines erwachsenen Triton cristatus. Die Amputation traf beide Vorderarmknochen, deren Enden noch in der angesetzten callusartigen Masse kenntlich sind.

Gemeinsame Bezeichnung: *ob* Oberhaut. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *r'* radialer, *u'* ulnarer Carpalast. *rmIII* das aus der Verschmelzung der beiden ursprünglichen Skelettäste am distalen Ende des Carpus, bezw. aus der Verschmelzung von *rIII* und *mIII* hervorgehende Carpale. *m* medianer Carpalast. *m—u'* medianer und ulnarer Carpalast. *I—IV* die Skeletachsen der Finger, von der radialen Seite an gerechnet. — Goette, A., 1879.

des Skelettes der Amphibienextremitäten genauer kennen gelernt haben, läßt sich mit der normalen Entwickelung die regenerative vergleichen. Sie verläuft nach GOETTE und FRAISSE der normalen entsprechend. Das primitive Skelett der Vordergliedmaße — die ich als Beispiel wähle — besteht nach GOETTE aus einem proximalen Abschnitt (Humerusanlage), dessen distales Ende sich in 2 Aeste (Anlage des Radius und der Ulna) fortsetzt, die in der Mitte ihres Verlaufes zusammenstoßen (zur Bildung der Carpusanlage) und dann wieder unter einem spitzen Winkel auseinanderfahren. Sie laufen dabei in zwei Spitzen aus, die die Anlagen der beiden ersten (2. und 3.) Finger darstellen. Sodann erfolgt die Sonderung der proximalen Hälften beider Aeste in Handwurzel und Vorderarm, weiterhin die Anlage eines ulnaren Seitenastes der Hand. Die Handwurzel gliedert sich in 3 parallel und dicht nebeneinander gelagerte Aeste, den radialen, medianen und ulnaren, von denen der erstere mit dem Radius in Verbindung steht und in den 1. Finger ausläuft, die 2 letzteren mit der Ulna zusammenhängen und den 2. und 3. Finger tragen. Letzterer ist der Ausläufer des ulnaren Seitenastes, der sich vom Handwurzelteil des ulnaren Astes durch Wucherung und Abspaltung gesondert hat.

Zuletzt folgt die Gliederung der Knorpeläste und die Bildung des 4. Fingers. Bei Gliederung der Knorpeläste entsteht aus den miteinander verbundenen distalen Enden des radialen und medianen Astes das erste Carpale (*Carp. rm III*), der Rest beider Aeste gliedert sich weiterhin in je zwei, der ganze ulnare Ast in drei annähernd gleich große Stücke, so daß jeder Ast, im Grunde genommen, in drei Stücke zerfällt. Die Fingeranlagen gliedern sich später in 3 Phalangen.

Fig. 68.



Fig. 69.



Fig. 68. Triton taeniatus mit einer überschüssigen, regenerierten fünffingerigen Extremität.

Fig. 69. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels desselben Tieres. *ss* Suprascapula. *cl* Clavicula. *co* Coracoid. *s* Scapula. *e* Stammextremität. *e'* regenerierte Extremität.

Beim Studium der Regeneration der Gliedmaßen gelangte nun GOETTE, wie nach ihm FRAISSE, zu dem beachtenswerten Ergebnis, daß die Skelettbildung bei der Regeneration im wesentlichen ebenso verläuft wie bei der primären Entwickelung und daher als eine Wiederholung der letzteren bezeichnet werden kann (Fig. 65—67). Dabei ist zu beachten, daß die Skelettbildung bei der normalen Entwickelung, wie bei der Regeneration darauf ausgeht, die Spitzenpartieen zuerst herzustellen, während von den zu

bildenden Hautgebilden zuerst die Basalpartieen, dann erst die Spitzenbezirke angelegt werden (G. Tornier).

Diese Thatsache, auf welche G. Tornier (8) hinweist, hat nach H. Driesch vielleicht allgemeine Bedeutung: der restitutive Regenerationsprozeß beginnt vielleicht immer mit Bildung des Terminalabschnittes des zu regenerierenden Teiles (H. Driesch, 17, p. 835). Goette sagt, daß die schon am Humerus bezeichnete Vorbereitung der Knorpelbildung sich zuerst in den proximalen und distalen oder Fingerabschnitten zeigt, so daß die dazwischen liegenden mittleren Abschnitte noch zurückbleiben (p. 4).

Während Fraisse die Ansicht vertrat, daß eine Regeneration der Extremität nicht eintreten würde, wenn Schulter- oder Beckengürtel verletzt wären, zeigen einige neueren Beobachtungen, daß im Gegenteil nach Verletzung des Schultergürtels die Regeneration der ganzen Extremität, unter Umständen unter Regeneration eines zweiten Schultergürtels eintreten kann. Es kommt also hier, wie in vielen anderen Fällen, zur Regeneration eines überschüssigen Körperteiles. Ich habe diesen Vorgang als Superregeneration bezeichnet[1]).

So habe ich einen Triton taeniatus mit einer überschüssigen fünfzehigen (!) Vordergliedmaße beschrieben und in Fig. 68—69 dargestellt. Diese Gliedmaße entsprang oberhalb der echten Gliedmaße vom Schultergürtel. Man unterscheidet an dieser, ohne Zweifel nach Verletzung des Schultergürtels regenerierten Extremität Oberarm, Unterarm, Carpus und Hand, letztere bemerkenswerterweise mit 5 Fingern, während die eigentliche Gliedmaße die normale vierfingerige Hand besitzt. Ober- und Unterarm sind kürzer als an der normalen Gliedmaße. An der Hand ist der 1. und 2. Finger sehr kurz, der 3. und 4. sind so lang wie an der normalen Hand, der 5. Finger ist wieder kurz.

Am lebenden Tier war im Ruhezustande die ganze Extremität gerade nach hinten gestreckt. Sobald die eigentliche Gliedmaße in Bewegung gesetzt wurde, bewegte sich auch die Nebengliedmaße, aber nicht genau gleichzeitig, sondern etwas später. Dabei beobachtete man eine Bewegung des Unterarmes gegen den Oberarm, der Hand gegen den Unterarm. Der überzählige Finger war an der Spitze gegabelt.

Eine entsprechende Regeneration an einem Frosch (Rana esculenta) wurde von G. Tornier beschrieben. Das Tier (Fig 70) trägt rechts drei Vordergliedmaßen, von denen die Stammgliedmaße die kleinste ist (*vgr*). Die beiden anderen stellen je eine rechte und linke Froschvordergliedmaße dar und sind durch Regeneration entstanden (*vgr'*, *vgl'*). Die Regeneration geht aus von einem buckelartigen Vorsprung (*str'*), der nichts anderes ist als ein zweiter regenerativ entstandener verkümmerter Schultergürtel. Die anatomische Untersuchung durch G. Tornier ergab über die Entstehung dieses Regenerates folgendes. Das Tier erlitt in früher Jugend einen Schulterblattbruch (Fig. 71) mit Verlagerung des abgebrochenen Stückes (*eps*). Es wuchs nun aus der Wundfläche des Halsrestes des

1) Die mehrfache (superregenerative) Bildung von Gliedmaßen hat Duméril nach Geoffroy-St. Hilaire als Melomelie (mélomélie) bezeichnet. Neuerdings wird auch der Ausdruck Polymelie (G. Tornier) angewandt. Entsprechende Termini für überschüssige Gliedmaßenteile sind: Hyperpedie, Hyperdactylie, Polydactylie.

zerbrochenen Schulterblattes (b_1) eine Knorpelmasse heraus, welche einen Ast (a_1) schräg nach oben sandte, der später mit dem abgebrochenen Schulterblattstück verwachsen ist und nunmehr einen Strebe-

Fig. 70.

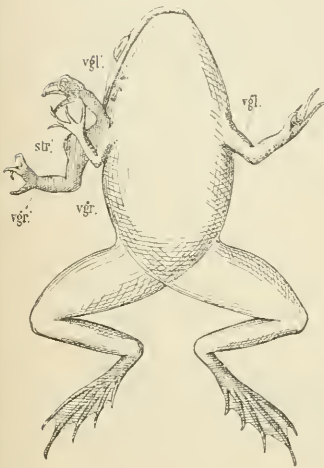


Fig. 71.

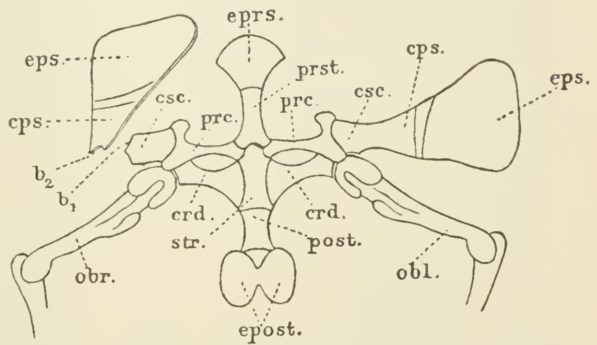


Fig. 72.

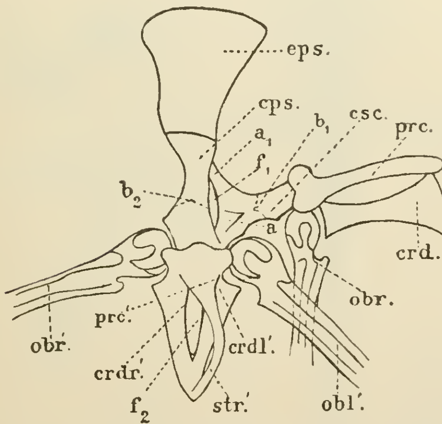


Fig. 73.

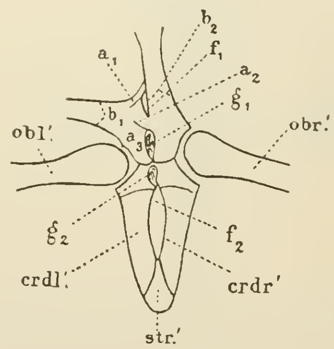


Fig. 70. Rana esculenta mit 3 rechten Vordergliedmaßen, von welchen 2 (*vgl'*, *vgr'*) durch Regeneration entstanden sind. *vgr* Stammgliedmaße (rechts). *str* Sternum. (G. Tornier, Zool. Anz., 1898.)

Fig. 71. Darstellung des Schulterblattbruches des in Fig. 70 gezeichneten Frosches. (Nach G. Tornier, ebenso die beiden folgenden Figuren.)

Fig. 72. Anatomie des regenerierten Schultergürtels mit den beiden regenerierten Extremitäten von vorn.

Fig. 73. Dasselbe Objekt, von der Hinterseite, zeigt, von welchem Stück des gebrochenen Stammschulterblattes die einzelnen überzähligen Skelettstücke superregeneriert worden sind.

a_1 und a_2 Steifen im überzähligen Teil des Schultergürtels. a_3 überzähliger linker Schulterblatthals. b_1 und b_2 Bruchstellen im Schulterblatt. *crd* Coracoid. *cps* Schulterblattkörper. *csc* Schulterblattkopf. *eprs* Epipraesternum. *eps* Episcapula. *epost* Epipoststernum. f_1 und f_2 Foramina. g_1 und g_2 Gruben im superregenerierten Teil. *obl* linker, *obr* rechter Oberarm. *post* Poststernum. *prc* Präcoracoid. *prst* Praesternum. *str* Sternum. *vgl* linke, *vgr* rechte Vordergliedmaße. — Die überzähligen Teile sind gleich, aber mit Accent bezeichnet.

pfeiler bildet, der das Bruchstück der Scapula (*cps—eps*) in seiner normalen Stellung fixiert; der andere Ast dieser Knochenmasse (*a*) stieg dagegen, vom vorigen durch einen Zwischenraum (f^1) getrennt, schräg hinab und verwuchs mit einer, aus der Wundstelle des abgebrochenen Schulterblattstückes (b^2) hervorsprossenden Knorpelpartie zu einem Vegetationskegel, welcher sich nicht nur zu einem doppelten Schulterblatthals, sondern auch zu einem vollständigen Schultergürtel nebst den dazugehörigen 2 vollständigen Gliedmaßen superregeneriert hat. Dieser Stiefschultergürtel des mißbildeten Tieres ist indes so stark von den Seiten zusammengedrückt, daß er annähernd die Form eines Steigbügels erhalten hat und erst nach genauer Besichtigung tadellos zu deuten ist (Fig. 72, 73).

Fig. 74. Fig. 75.



Fig. 76.



Fig. 77.



Fig. 78.







Fig. 74. Zweijähriger Axolotl mit experimentell erzeugter superregenerativer Hand (*rh*). Die eigentliche funktionierende Hand besitzt die Normalzahl von 4 Fingern, die radial gestellte Nebenhand nur 2 Finger.

Fig. 75. Zweijähriger Axolotl mit 5 Fingern an der rechten regenerierten Hand.

Fig. 76. Regenerierte rechte Hand eines dreijährigen Axolotl mit 5 Fingern, von denen der 1. und 3. sich gabelförmig teilen.

Fig. 77. Regenerierter rechter Vorderarm eines dreijährigen Axolotl mit doppelter Hand, von der ventralen Seite gezeichnet, um die Nebenhand (*rh*) zu zeigen.

Fig. 78a, b, c. Experimentell erzeugte Auswüchse (rudimentäre Nebenhände), aus einem zweiten selbständigen aber schwächeren Regenerationscentrum entstanden. (Barfurth, Archiv. Entw.-Mech. Bd. I, 1894.)

Eine ausgesprochene Superregeneration haben wir ferner bei der regenerativen „Polydaktylie". Dieser Begriff hat seine ursprüngliche, nur von überzähligen Fingern resp. Zehen abgeleitete Bedeutung längst verloren und wird auch auf überschüssige Phalangen und Hände ausgedehnt, weil die Theorieen über die Entstehung der Polydaktylie diese Erweiterung nötig machten. Da die neuere entwickelungsmechanische Forschung das Zustandekommen vieler Formen von Polydaktylie aufgeklärt und — gerade bei Amphibien — als Regenerationserscheinung sicher nachgewiesen hat, so ist eine Darstellung der betreffenden Versuche hier gewiß angezeigt.

Die experimentelle Herstellung überschüssiger Gliedmaßenteile bei Amphibien gelang fast gleichzeitig und unabhängig voneinander Piana (bei Triton, 1894), Barfurth (beim Axolotl, 1894), Giard (Pleurodeles Waltlii und anderen Urodelen, 1895) und G. Tornier (Triton cristatus, 1896).

Die von den Experimentatoren angewandten Methoden lehrten, daß die Art der Verwundung das auslösende Moment für diese Superregeneration ist. Ich erzielte beim Axolotl ganze oder rudimentäre Doppelbildung der Hand durch komplizierte Amputation, die in der Weise ausgeführt wurde, daß die Hand über dem Carpus am-

Fig. 79.

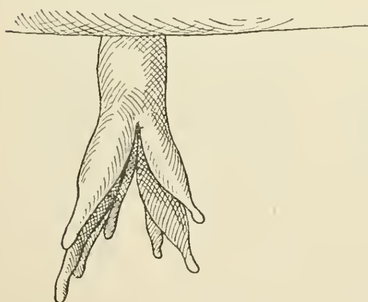


Fig. 80.

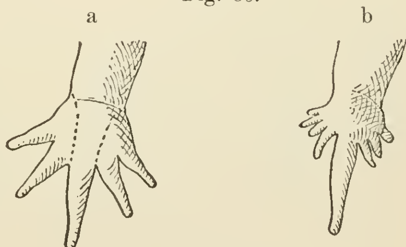


Fig. 81.

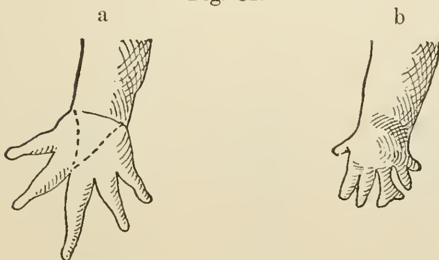


Fig. 79. Triton cristatus mit experimentell erzeugter Doppelgliedmaße. Auf die Wunde wurde nach der Ueberhäutung ein Faden aufgelegt, so daß die beiden seitlich vom Faden gelegenen Wundabschnitte selbständig wurden und je eine Gliedmaße regenerierten.

Fig. 80—81. Die punktierten Linien zeigen die Schnittrichtung an, die bei den Hintergliedmaßen von Triton zur Regeneration von Hyperdaktylie Veranlassung geben. Den Erfolg erläutern die Fig. 80b und Fig. 81b. (G. Tornier, Zool. Anz.. 1897.)

putiert und proximal über der Amputationsfläche noch ein tiefer Einschnitt durch Radius oder Ulna hindurch gemacht wurde. So wurden zwei Regenerationscentren [1]) hergestellt, die beide unter günstigen Umständen eine neue Hand lieferten.

Dasselbe Prinzip liegt offenbar auch den Methoden zu Grunde,

1) Ob sich auch durch Spaltung der Regenerationsanlage (des Regenerationskegels), die nach H. Driesch wahrscheinlich äquipotentiell ist, Doppelbildungen erzielen lassen, müssen weitere Versuche lehren.

durch welche G. Tornier regelmäßig Hyperdaktylie erzeugte. Er schneidet einem Triton die 1. und 2., sowie die 4. und 5. Zehe an den Hinterfüßen derartig fort, daß möglichst viel vom Tarsus und ein Stückchen der Tibia und Fibula verloren geht. Dadurch bleibt dann die 3. Zehe isoliert auf verschmälerter Basis zurück. Aus den auf diese Weise erzeugten Schnittwunden wuchsen bei der Regeneration stets mehr Zehen hervor, als abgeschnitten worden sind. Fig. 80b zeigt das Resultat einer solchen Regeneration und lehrt zugleich, daß auch in diesem Falle die Regeneration rechtwicklig zur Wundachse beginnt. Eine andere von G. Tornier angewandte Methode ist durch Fig. 81a illustriert. Es wird an Tritonfüßen zuerst die 1. und 2. Zehe abgetrennt und nach Ueberhäutung der Wunde die 3., 4. und 5. Zehe so abgeschnitten, daß dabei möglichst viel vom Tarsus verloren ging. Das Ergebnis wird z. B. durch Fig. 81b erläutert.

Daß übrigens auch funktionelle Reize die Art der Regeneration beeinflussen und unter Umständen zu Superregeneration führen können, beweisen die Versuche von Giard, der Hyperdaktylie durch zweckmäßige funktionelle Reizung des nach Amputation der Hand regenerierten Stumpfes bei geeigneter Ernährung des Tieres erzeugte.

Eine theoretisch wichtige Gliedmaßenregeneration ist die von mir bei Froschlarven beobachtete, da die Fähigkeit dieser Regeneration den erwachsenen Anuren ganz verloren gegangen oder doch sehr gering geworden ist. Freilich liegen von Spallanzani Angaben über erfolgreiche Versuche auch an ausgebildeten Anuren vor. „Die jungen Frösche und Kröten thaten meiner Erwartung Genüge, indem sie neue Beine wieder bekamen“. (Spallanzani, 1769, p. 65). Nachher fügt er hinzu, daß diese Reproduktion nicht so schnell wie beim Salamander erfolgt und nicht allemal. Auch wirft er die Frage auf, warum „diese Gattungen von Tieren neue Beine bekommen, solange sie jung sind, warum zeigt sich eben diese Wirkung nicht mehr, wenn sie älter werden.“ (p 66.)

In meiner Mitteilung über die Regeneration der Extremitäten bei Froschlarven (1894) sprach ich die Ansicht aus, daß meine Versuche lediglich eine alte vergessene Angabe Spallanzani's bestätigten, weil ich glaubte, er habe mit „jungen Fröschen und Kröten“ auch ihre Larven gemeint. Nachträglich sehe ich aber, daß Spallanzani die Larven als „Froschfischchen“ (Girini) von den verwandelten Tieren sehr wohl unterschieden und seine Experimente (über Amputation des Schwanzes) an denselben in einem besonderen Kapitel (p. 20) beschrieben hat. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß Spallanzani tatsächlich die Regeneration der Extremitäten bei fertigen jungen Fröschen beobachtet hat und meine Beobachtung neu ist.

Ein neuerer Experimentator, Fraisse, berichtet dagegen, daß „seine Versuche über die Regenerationsfähigkeit der Extremitaten jüngerer und älterer Anuren ein durchaus negatives Resultat hatten“ (1885, p. 35), und zwar auch bei den Larven unserer einheimischen Frösche und Kröten, selbst wenn sie noch in sehr jugendlichem Alter standen. Fraisse erklärt das mit Recht für auffallend, da ja Frösche z. B. mit 3 Hinterbeinen vorkämen und von J. Van der Hoeven und in populären Werken abgebildet seien. (Vergl. oben die Mitteilung von G. Tornier.)

Da mir nun von früheren Experimenten bekannt war, daß man bei Versuchen über Regenerationsfähigkeit die jüngsten Stadien operieren muß, so nahm ich zu meinen Versuchen junge Froschlarven, bei denen eben erst die hinteren Extremitäten zum Vorschein kamen, und weiterhin zwei etwas vorgeschrittene Stadien. Das Ergebnis war, daß eine Regeneration bei ganz jungen Tieren regelmäßig eintrat, daß sie bei etwas älteren Individuen nicht

Fig. 82.

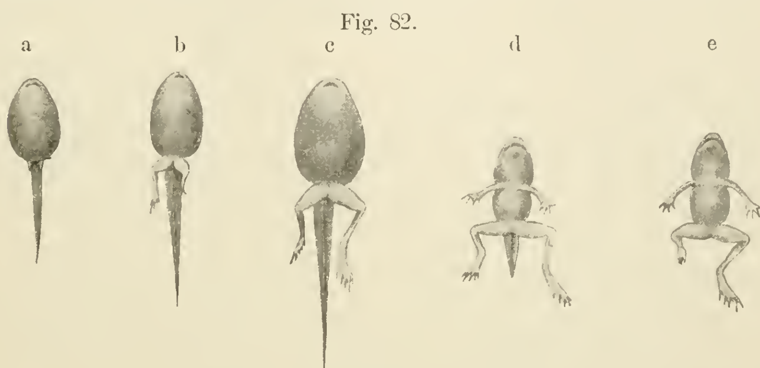


Fig. 83.

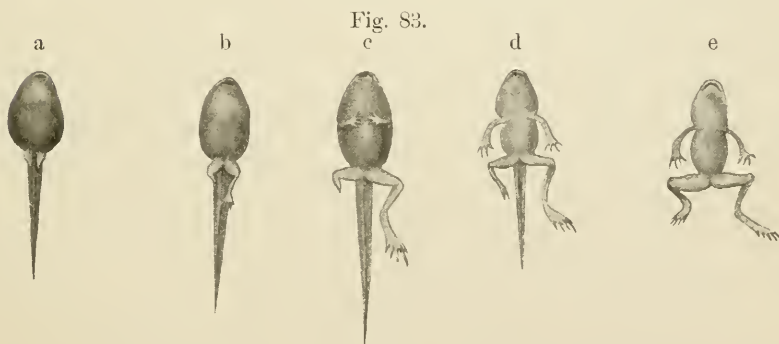


Fig. 84.

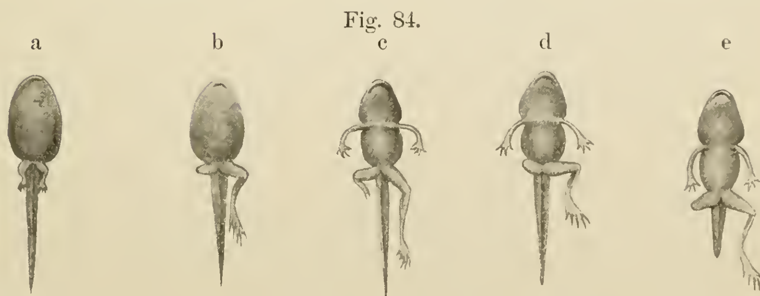


Fig. 82—84. Regeneration der Hintergliedmaßen von Froschlarven (Rana fusca). Wurden die Extremitäten in der Ausbildung, wie sie Fig. 82a als kurze Stummelchen zeigt, amputiert, so wurden sie durchweg regeneriert, wenn auch kürzer und schwächer als die normale Extremität. Fand die Amputation in einem etwas späteren Stadium (Fig. 83a) statt, so erfolgte die Regeneration oft, aber nicht immer (Fig. 83b, d, e). Wurde endlich die Extremität im vorgeschrittenen Stadium der Fig. 84a amputiert, so trat die Regeneration nur sehr selten und nur in sehr verkümmerter Form ein (Fig. 83c). (Barfurth, Archiv Entw.-Mech., Bd. I, 1894.)

immer erfolgte und bei noch älteren in der Regel ganz ausblieb (Fig. 82—84).

Das Ergebnis dieser Versuche, welches später (1897) von Kochs in Bonn durchaus bestätigt wurde, lehrt sehr schlagend, daß ein scheinbar nicht regenerationsfähiges Objekt in früher Jugend sehr wohl regenerieren kann und daß thatsächlich die Regenerationskraft der Tiere um so größer ist, „je weniger sie sich ontogenetisch vom Ei entfernt haben“ (Barfurth, 1891, p. 139).

Es sei am Schlusse dieses Abschnittes noch der eigentümlichen Beobachtung gedacht, daß die vordere Extremität der Urodelen häufig statt einer normalen vierfingerigen eine fünffingerige Hand regeneriert (Fig. 75). Ich habe eine große Zahl solcher Superregenerationen zusammengestellt (1894) und später noch an der überschüssigen rechten Vordergliedmaße eines Triton taeniatus eine fünffingerige Hand beobachtet (1899, Fig. 68). Dieser Thatsache habe ich eine Bedeutung zugeschrieben, weil nach den übereinstimmenden Angaben von Gegenbaur, Born und Wiedersheim die Hand der Urodelen und der Amphibien überhaupt ursprünglich fünf Finger besaß, die Regeneration also in solchen Fällen als „atavistische“ bezeichnet werden kann. Wenn also Weismann wohl mit Recht im allgemeinen gegen die Auslegung der Polydactylie als „Rückschlag geltend macht, daß keiner der sicheren Fälle von Rückschlag auf Ahnencharaktere über so ungeheure Zeiten und Generationsfolgen hinweggeht, wie sie in diesem Falle angenommen werden müßte“, so fällt dieser Einwand für meine Beobachtung weg. In der That haben sich Weismann, v. Kupffer u. A. meiner Auffassung angeschlossen, daß die Regeneration einer fünffingerigen Hand bei Amphibien als Rückschlag aufgefaßt werden kann. Andere Forscher aber stehen dieser Ansicht skeptisch gegenüber.

So zweifelt zwar G. Tornier nicht, daß wahre, auf Atavismus beruhende Hyperdactylie theoretisch möglich ist, aber er will in der Regeneration einer fünfzehigen Amphibienhand nur dann einen Beweis für atavistische Regeneration anerkennen, wenn ihr Skelett mit dem der Füße (die fünfzehig sind) Uebereinstimmung zeigt.

Ganz abweisend gegen die Anschauung einer atavistischen Regeneration verhält sich C. Herbst, der diese Frage bei Erörterung seiner Versuche über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen bei Garneelen bespricht. Herbst hält alle Angaben über atavistische Regeneration bei Crustaceen, Reptilien u. s. w. für unkritisch oder so wenig begründet, daß er sich von ihrer Richtigkeit nicht hat überzeugen können. Was besonders die Amphibien anbetrifft, so stellt er dem gelegentlichen Vorkommen einer 5-fingerigen Hand die zahlreichen Beobachtungen über Regeneration 2-, 3-, 6- und mehrfingeriger Hände gegenüber und schließt daraus lediglich, daß bei der Regeneration, ebenso wie es häufig nur zu einer unvollkommenen Wiedererzeugung von geringerem Differenzierungsgrade kommt, auch bisweilen eine Ueberproduktion der verlorenen Teile auftreten kann. Eine Erklärung erwartet Herbst deshalb nicht von „phylogenetischen Spekulationen“, sondern eher von seinem Prinzip der „formativen Reize“.

Auch Godelmann streift bei seinen Erörterungen über die Regeneration des Tarsus bei Orthopteren die Frage der atavistischen Regeneration. Giard und Bordage glaubten in der Thatsache, daß bei pentameren Insekten so oft nur 4 Fußglieder an Stelle des abgeschnittenen fünfgliedrigen Tarsus regeneriert werden, eine Bestätigung des Fritz

Müller'schen Gedankens einer „atavistischen“ Regeneration gefunden zu haben. Dagegen erhebt Godelmann Bedenken, weil er, wie auch Bordage, doch gelegentlich auch fünfgliedrige Tarsen sich regenerieren sah. Wenn man aber bei ihm liest, daß von 50 Tieren nur 7 einen fünfgliedrigen Tarsus regenerierten, so muß man in diesem Zahlenverhältnis eigentlich einen kräftigen Beweis für die Auffassung von Giard und Bordage sehen.

H. Driesch hält alle angeblichen Fälle von „atavistischer“ Regeneration für höchst problematisch und glaubt, daß das meiste davon auf Hemmungen beruht (17).

Endlich wäre hier noch die Anschauung von Bethe zu erwähnen, der bei einem Taschenkrebs außer anderen Mißbildungen am linken sonst immer beinlosen sechsten Abdominalsegment ein ausgebildetes Bein beobachtete, welches nicht, wie nach der Stelle zu erwarten gewesen wäre, ein Pes spurius, sondern ein Schreitbein war, und zwar nicht ein linkes, sondern ein rechtes. Eine Erklärung dieser Erscheinung durch Doppelbildung und Atavismus, sowie auch durch Epigenese hält Bethe für ausgeschlossen und sieht nur die einzige Möglichkeit, eine Determinierung der Formen vom Keim aus auf Grundlage evolutionistischer Anschauung anzunehmen.

Trotz der Kritik der genannten Autoren glaube ich doch zunächst an meiner Ansicht, daß die regenerierte fünffingerige Amphibienhand als atavistische Regeneration aufgefaßt werden kann, festhalten zu sollen.

Ich wünsche zwar mit G. Tornier, mit dem ich in vielen Grundanschauungen übereinstimme, daß die Untersuchung des Skelettes fünffingeriger Hände bald ausgeführt werden möge. Indessen bleibt das Auftreten des 5. Fingers Thatsache, selbst wenn etwa der Carpus nicht 5, sondern weniger Teile enthalten sollte. Eine Polydactylie durch Spaltung eines Fingers ist hier ganz ausgeschlossen.

Die von Bethe geäußerte Ansicht, daß solche heteromorphe Regenerationen einer Determinierung der Formen vom Keim aus ihren Ursprung verdanken können, scheint mir mit der Annahme einer atavistischen Regeneration nicht unvereinbar zu sein, da die Keimesvariationen recht gut phylogenetischen Ursprunges sein können.

Für das Vorkommen atavistischer Regenerationen bei Wirbellosen sind neuerdings außer Giard und Bordage noch E. Schultz (2) und Josef Nusbaum (2) eingetreten; auch Przibram hält sie wenigstens für möglich (1).

Hoffentlich gelingt es der weiteren Forschung, durch Experimente an einer großen Zahl von Objekten eine sichere Aufklärung nach der einen oder anderen Seite zu liefern.

Theoretisch wichtig ist noch die Beobachtung von Esther F. Byrnes über Bildung und Regeneration der Gliedmaßen und ihrer Muskeln bei sehr jungen Amphibienlarven. Bei diesen Versuchen wurde die ganze Gegend der Körperwand, an der später die Gliedmaßen entstehen würden, zerstört, und doch entstand ein normales Bein. Daraus ist zu schließen, daß auch andere Zellen, als die ursprünglich dazu bestimmten, die regenerative Herstellung des Beines übernehmen können, nämlich solche Zellen des Mesoderms (Somatopleura), welche vor der Differenzierung der entsprechenden Anlagen in die Region der Gliedmaßenbildung experimentell verlagert werden. Diese Regeneration nähert sich also ihrem Wesen nach der Postgeneration von Teilen des sich entwickelnden Eies.

c) Fische.

Während nach den bis vor kurzem geltenden Beobachtungen den Fischen ein eigentliches Regenerationsvermögen nur in beschränktem Maße zugeschrieben, und in der Regel nur eine Wundheilung und Vernarbung (Fraisse, Barfurth) festgestellt werden konnte, ist es in jüngster Zeit gelungen, auch in dieser Tierklasse erhebliche Regenerationskräfte nachzuweisen[1]). Nachdem schon Mazza regenerative

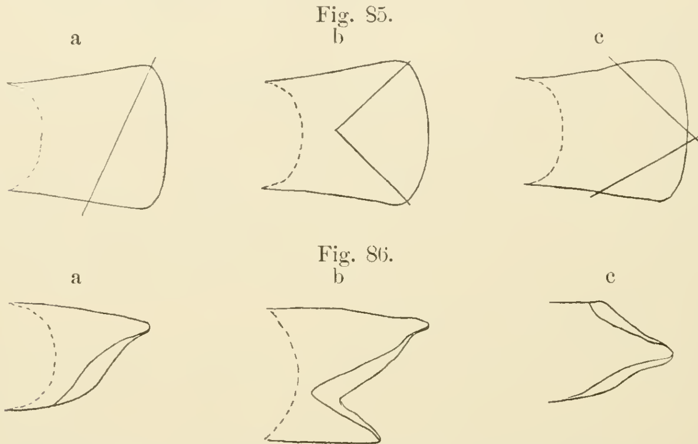


Fig. 85a—c zeigen, in welcher Art die Amputation der Schwanzflosse bei Fundulus heteroclitus vorgenommen wurde.

Fig. 86a—c erläutern die Abhängigkeit der Regeneration von der Schnittführung, die Stellung dsr Achse des Regenerates zur Wundfläche und die stärkere Regeneration an der Basis der Schwanzflosse.

(Nach T. H. Morgan, Archiv Entw.-Mech., Bd. X, 1900.)

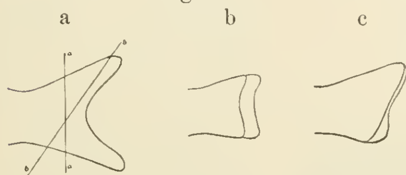
Erscheinungen an der Schwanzflosse einiger Fische beobachtet hatte, stellten gleichzeitig und unabhängig voneinander T. H. Morgan (bei Fundulus, Stenopus, Decapterus etc.) und Nusbaum und Sidoriak (bei Bachforellenembryonen) fest, daß die Schwanzflosse und andere Organe leicht regenerieren. So fand Morgan, daß bei Fundulus die Brust-, Becken-, Rücken-, Schwanz- und Afterflossen Regenerationsvermögen besitzen, und Nusbaum und Sidoriak wiesen nach, daß bei Embryonen der Bachforelle (Trutta fario) nicht nur die abgeschnittene Schwanzflosse mit allen Geweben wiederhergestellt wird, sondern daß sogar Darm und Urethra nach Amputation des Endteiles einen neuen After und eine neue Urethralöffnung zu bilden vermochten.

Morgan hat bei seinen Amputationsversuchen am Schwanz der Fische der Form, Größe und Stellung des Regenerates besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Der beherrschende Einfluß der Verwundung zeigt sich auch hier sehr deutlich: die Achse des Regenerates steht wie bei meinen Versuchen an Froschlarven senkrecht auf der Wundfläche (Fig. 85—88); bei Schrägschnitten wächst das neue Gewebe stärker an den Teilen, die der Schwanzbasis näher liegen (Fig. 87b),

---

1) Eine vergessene litterarische Mitteilung über eine solche Regeneration hat T. H. Morgan aufgefunden: Broussonet wies 1786 nach, daß der Schwanz des Goldfisches (Carassias aurantiacus) leicht regeneriert.

ohne daß jedoch die größere Nähe der Schwanzbasis die Ursache dieser Erscheinung ist; der schräg abgeschnittene Schwanz von Stenopus wächst in zwei Punkten schneller (Fig. 87a), um den typischen Gabelschwanz schneller wiederherzustellen. Wird das Schwanzende von Fundulus durch zwei Schrägschnitte wie in Fig. 88c so abgetrennt, daß die obere Ecke des oberen Schrägschnittes mit der unteren sich in gleichem Niveau befindet, so erfolgt das Wachstum der Neubildungen, wie in Fig. 88d. Der Wachstumsbetrag an der



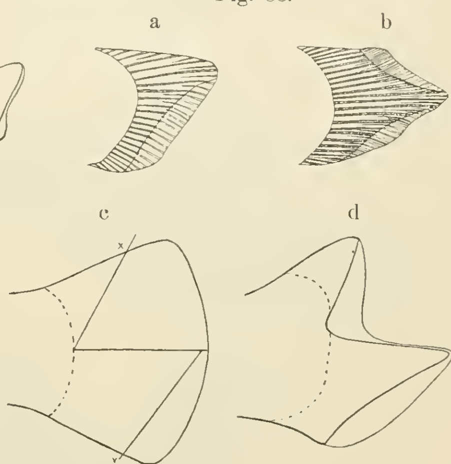


Fig. 87 zeigen die Schnittführung bei Amputation der Schwanzflosse bei Stenopus chrysops. Die Regeneration strebt, die Schwalbenschwanzform des Schwanzes wiederherzustellen und zeigt in Fig. 87b stärkere Entfaltung an der unteren Seite, wo der Verlust größer war.

Fig. 88a—b. Die regenerierten Flossenstrahlen stehen senkrecht auf der Wundfläche.

(Nach T. H. Morgan, Archiv Entw.-Mech., Bd. X, 1900.)

Fig. 88c—d. Amputation der Schwanzspitze von Fundulus durch zwei Schrägschnitte. Nach T. H. Morgan. Bei x erfolgt die Regeneration schneller als bei y, obgleich beide Punkte von der Schwanzbasis gleich weit entfernt sind.

Oberecke ist dabei viel geringer als der an der Unterecke, obwohl beide von den Basis des Schwanzes gleich weit entfernt sind. Den Grund sieht Morgan in einem gegenseitigen regulierenden Einfluß der Neubildungen an den beiden Schrägschnittflächen.

Die Regulationen, die sich hier wie in anderen experimentell beobachteten Fällen bei möglichst schneller Wiederherstellung der verlorenen zweckmäßigen Form kundgeben, sucht Morgan vom teleologischen Gesichtspunkt aus zu erklären.

Weniger teologisch als evolutionistisch erscheint dagegen die von Morgan beobachtete Thatsache, daß das schwarz gebänderte Schwanzende eines Goldfisches regeneriert wird, auch wenn der Schnitt das ganze alte Band entfernt hatte.

Die Versuche von Nusbaum und Sidoriak über Regeneration der Schwanzspitze bei Bachforellenembryonen lehren wieder sehr deutlich, daß Regenerationsversuche an sehr jungen Tieren erfolgreich sein können, während der Erfolg bei wenig älteren Individuen ausbleibt. Denn ich habe seiner Zeit meine erfolglosen Versuche dieser Art an jungen Forellen und Lachsen vorgenommen, die den Dottersack schon resorbiert hatten, während Nusbaum und Sidoriak die Tiere unmittelbar nach dem Ausschlüpfen, also mit ganzem Dotter-

sack versehen, operierten und dabei vollen Erfolg hatten. Ueber die Regeneration der Gewebe in diesem regenerierten Forellenschwanz, welcher die Autoren besondere Aufmerksamkeit zuwandten, will ich im III. Abschnitt zusammen-

Fig. 89a.



Fig. 89b.

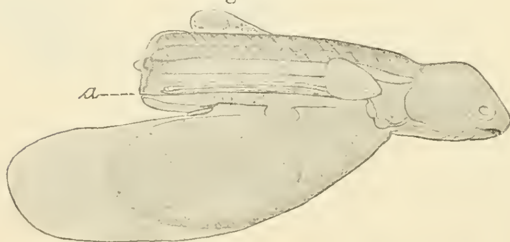


Fig. 89a. Embryo der Bachforelle mit regeneriertem Schwanze. Operation am 18./II, Fixierung 17/III. Vergr. ca. 12:1. *a'* After.

Fig. 89b. Embryo der Bachforelle mit regenerierter Aftermündung (*a*). Die ebenfalls regenerierte Urethralmündung ist nicht sichtbar. Operation am 18/II, Fixierung 16./III. Vergr. ca. 12:1.

(Nach Nusbaum und Sidoriak, Archiv f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.)

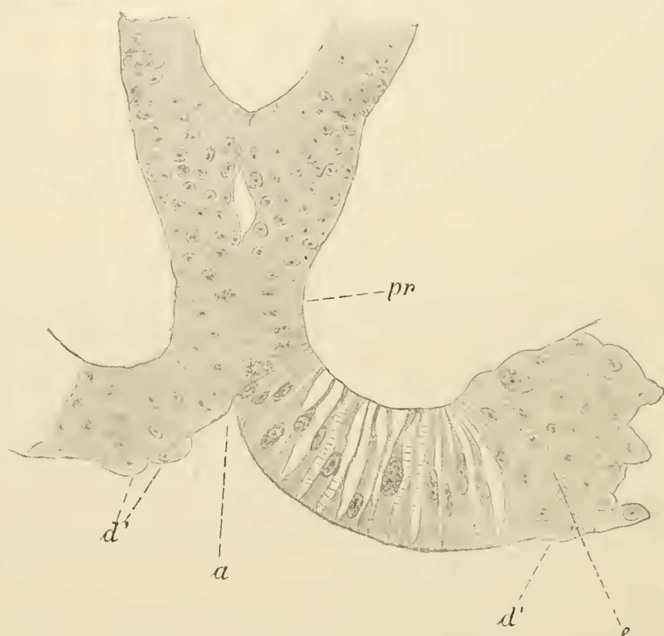


Fig. 89c.

Fig. 89a—c. Embryo der Bachforelle, 28 Tage nach Amputation des Hinterendes. Ein neugebildeter After *a*, Proctodaeum *pr*, Proctodaeumbezirk des Hautepithels *e* und ein Teil des Darmes schon mit dem Proctodaeum verbunden. Sagittalschnitt. *d'* einzelne Zellen am Analbezirk, die später abgeworfen werden.

Fig. 89a—c nach J. Nusbaum und S. Sidoriak (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900; Leipzig, W. Engelmann).

hängend berichten. Hier aber interessiert uns noch die regenerative Bildung neuer Mündungen am Enddarm und an der Urethra.

Wurde nämlich bei den Operationen ein so großer Körperabschnitt abgetragen, daß ein Teil des Darmes und der sogenannten Urethra ca. 5 mm vor dem After durchschnitten wurde, so war schon nach 4—5 Wochen ein neuer After und nach 10 Wochen eine neue Urethralöffnung vorhanden. Der durchschnittene Darm verengt nämlich nach der Operation seine Oeffnung und schließt sich nach einigen Tagen völlig, so daß ein cylindrischer Blindsack mit hohem Cylinderepithel entsteht (Fig. 89b und Fig. 89c). Dieser Darmabschnitt wächst nun energisch weiter, wie die Bildung zahlreicher ringförmiger Falten der Darmwand beweist. Während nun dieses blinde Ende des Darmes

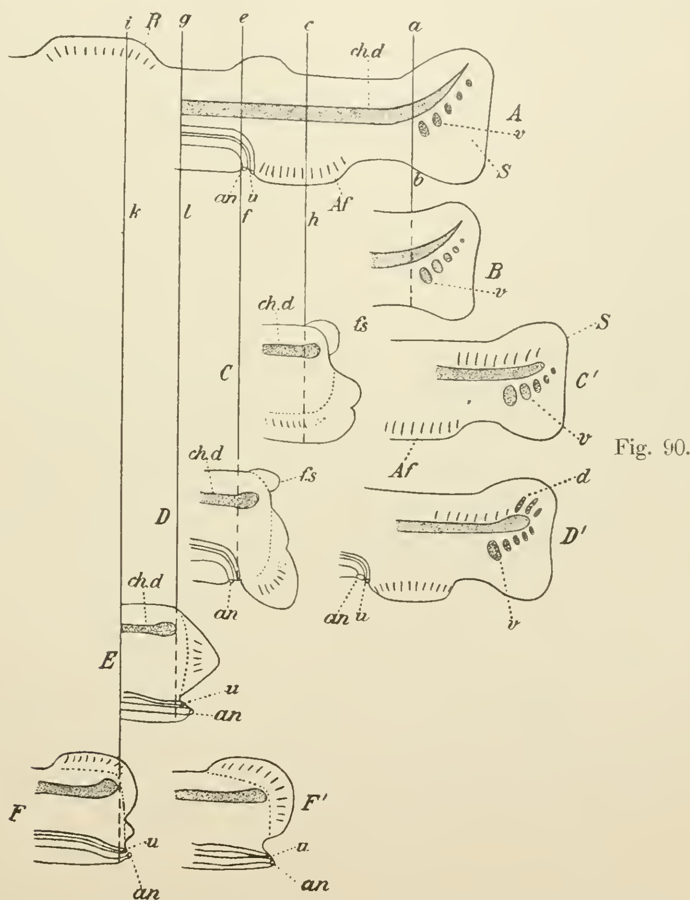


Fig. 90.

Fig. 90. Halbschematische Darstellung der Regenerationsprozesse bei den Forellenembryonen. A Hinterer Körperabschnitt eines normalen Embryos. Die Linien *a—b, c—h, e—f, g—l, i—k* bezeichnen die Richtungen, in welchen die Querschnitte durchgeführt sind. B Hinterster Körperabschnitt eines regenerierten Embryos, bei dem auf der Höhe der Linie *a—b* der hintere Körperteil abgeschnitten worden ist. C, C' Hinterster Körperabschnitt eines regenerierten Embryos (C jungeres Stadium, C' älteres Stadium), bei dem auf der Höhe der Linie *c—h* der hintere Körperteil abgeschnitten worden ist, u. s. w. Bezeichnung der Buchstaben: *an* After, *u* Harnöffnung, *ch. d.* Chorda dorsalis, *Af* Afterflosse, *s* Schwanzflosse, *d* dorsale Bogen der Wirbel, *v* Basalknorpel der Schwanzflosse, *f. s.* dorsaler Flossenraum. (J. Nusbaum, Anat. Anz., Bd. XXII, 1903.)

nach hinten gegen die neugebildete Hautepitheldecke der Wundfläche wächst, beginnt am Ektoderm eine Einstülpung sich zu bilden, welche gegen das Darmende zu wächst und sich mit ihm vereinigt. So entsteht ein neuer After und ein neues ektodermales Proctodaeum. Auch die Regeneration des Urethralganges und die Bildung der neuen Mündung verläuft in ähnlicher Weise.

Da dieser Vorgang wesentlich die embryonale Entwickelung beider Mündungen wiederholt, so bezeichnen die Verfasser ihn als Embryomorphose.

Neuere Versuche von Nusbaum haben dann ferner gezeigt, daß bei Regeneration des Schwanzendes von Forellenembryonen (Salmo irideus) auch Heteromorphose auftreten kann. Schneidet man z. B. das Schwanzende in der Höhe der Afterflosse (Fig. 90 A *c*—*h*) ab, so verlängert sich nach dem Wundschluß die durchschnittene Afterflosse nach hinten und bildet eine größere allgemeine Flossenanlage (Fig. 90 C), die nach Lage und Funktion als Afterschwanzflosse zu bezeichnen ist und sich später erst in eine untere Afterflosse (*Af*) und eine hintere Schwanzflosse (*s*) differenziert. Wird ein noch größerer Körperabschnitt abgetragen (Fig. 90 A *g*—*l*), so ist die Regeneration unvollständig, da statt der entfernten 23—25 Körpersegmente bloß 6—7 Metameren ersetzt werden, und die Heteromorphose tritt stärker auf. Es bilden sich nämlich Afteröffnung (*an*) und Harnöffnung (*u*) an der Bauchfläche nahe dem hinteren Körperende, während sie normalerweise weit vom Hinterende entfernt sind. Andere regenerative und heteromorphe Vorgänge werden deutlich durch die halbschematische übersichtliche Darstellung in Fig. 90. Nusbaum zieht aus diesen Beobachtungen den allgemeinen Schluß, daß die Regeneration um so schwächer, die Heteromorphose aber um so stärker ist, je größer das durch die Operation entfernte Stück war.

Die Heteromorphose erscheint nach Nusbaum bei diesen Tieren immer als funktionelle Anpassung und tritt nach seinen Versuchen an Enchyträiden und Forellenembryonen in drei Formen auf: 1) als atavistische Heteromorphose, bei welcher die Regenerationsprozesse auf phylogenetisch einfachere Weise vor sich gehen, z. B. bei der Muskelregeneration der Enchyträiden; 2) als präformative Heteromorphose (Prämorphose), wenn z. B. bei Regeneration der Chorda von Forellenembryonen dorsoventrale, große Fasern im Chordagewebe auftreten, die gewöhnlich erst sehr viel später sich entwickeln; 3) als imitatorische Heteromorphose, wenn z. B. eine Afterflosse als eine die Schwanzflosse nachahmende Bildung auftritt (Fig. 90 E).

d) Reptilien.

Regenerationserscheinungen in den noch zu besprechenden drei obersten Wirbeltierklassen, den Amnioten, sind fast nur durch Beobachtung und Experiment an erwachsenen Tieren bekannt geworden, da das Auftreten des Amnion und der anderen Eihüllen die Versuche an Embryonen außerordentlich erschwert. Wenn ich trotzdem die Regenerationsvorgänge bei den Amnioten in diesem Kapitel nicht übergehe, so veranlaßt mich dazu das erklärliche Bedürfnis nach Vollständigkeit der Darstellung und auch der Umstand, daß die hier mitzuteilenden Beobachtungen nicht sehr viel Raum beanspruchen.

Das am längsten bekannte und am meisten studierte Regene-

rationsobjekt bei Reptilien ist der regenerierte Eidechsenschwanz. Die Literatur über diesen Gegenstand ist sehr groß; ich verweise auf die Zusammenstellung bei FRAISSE (p. 12). Hier kann nur die jetzige Anschauung über die Ursache und den Verlauf dieser Regeneration Platz finden, wie sie uns durch DUGÈS, GACHET, H. MÜLLER, F. LEYDIG, GEGENBAUR, FRAISSE und G. TORNIER bekannt geworden sind.

Der Grund der bekannten leichten Brechbarkeit des Eidechsenschwanzes beruht nach LEYDIG wahrscheinlich auf der Querteilung der Schwanzwirbel, wobei der Umstand sehr bemerkenswert ist, daß gerade in der Gegend des 7. Wirbels (wo die Querteilung beginnt) der Schwanz am leichtesten abbricht. Ferner trägt dazu bei die Anordnung der Schuppen, der Schwanzmuskulatur und die starke Anhäufung von Fett um die Wirbel herum.

Ueber die Regeneration berichtet LEYDIG, daß sich nach dem Schluß der Wunde sofort eine schwärzliche Warze als erste Anlage der neuen Schwanzspitze bildet, die sich kegelförmig verlängert. Der neugebildete Teil ist meistens gleich anfangs stark pigmentiert, seltener hell wie bei Lacerta muralis var. campestris. Das Skelett des neuen Schwanzendes bildet sich im Anschluß an den abgebrochenen Wirbel des centralen Stumpfes, besteht aber nicht aus Wirbeln, sondern aus einem zusammenhängenden Rohr, welches zuerst knorpelig ist (DUGÈS) und dann verkalkt (GACHET). Später tritt an der äußeren Fläche dieses Rohres auch Knochenbildung auf (FRAISSE). In diesem Knorpelrohr liegt das Rückenmark, welches sich vom centralen Stumpf regeneriert (H. MÜLLER), dem aber Spinalganglien fehlen (GEGENBAUR). Nach FRAISSE besteht das regenerierte Rückenmark aus dem Centralkanal mit dem einschichtigen Belage langgestreckter Epithelzellen; in späterem Stadium sollen sich auch Nervenfasern und Ganglienzellen bilden. Gelegentlich beobachtete FRAISSE auch die Bildung mehrerer Centralkanäle, eine Erscheinung, die auf die öfter auftretenden mehrfachen Schwanzspitzen hinweist. An dem neuen Schwanzende haben sieh mittlerweile die Weichteile, Muskeln, Haut etc. ebenfalls regeneriert. Die von BOULENGER und WERNER geäußerte Ansicht, daß die Regeneration der Schuppen am Schwanze vieler Eidechsen atavistisch sei, wird von G. TORNIER (1897) und C. HERBST (1899) als unbegründet zurückgewiesen.

Wie viele Eidechsen, so regenerieren auch die schlangenähnlichen Blindschleichen (Anguis fragilis, Ophisaurus ventralis) den leicht abbrechenden Schwanz (BURNETT).

Wohl gerade so alt, wie die Kenntnis regenerierter Schwanzspitzen, ist die der mehrfachen Schwanzspitzen bei Eidechsen. Doppelschwänzige Eidechsen wurden außerordentlich oft beobachtet und beschrieben.

Fragt man nach der Ursache dieser Doppelschwänzigkeit, so findet man nur bei den ältesten Autoren (J. B. PORTA, ALDROVANDUS) die Ansicht, daß dieselbe der Ontogenese angehört und in einer Zwillingsbildung zu suchen sei. Alle neueren Forscher dagegen (NEEDHAM, VALMONT DE BOMARE, LACÉPÈDE, BOSC, GLÜCKSELIG, LEYDIG, FRAISSE) führen diese Erscheinung auf einen regenerativen Vorgang zurück, der durch eigenartige Verletzungen entsteht,

Zu demselben Ergebnis gelangte der jüngste Experimentator auf

diesem Gebiet, G. Tornier. Nach ihm entstehen die Doppelschwänze der Eidechsen einmal dann, wenn der Schwanz eingeknickt wird und das Schwanzende an der Knickstelle hängen bleibt. „Das bloßgelegte Gewebe der Knickstelle erzeugt dann ein neues sekundäres Schwanzende, das bald mit dem abgeknickten normalen Schwanzende zu einem Gabelschwanz verwächst.“ (Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1897, p. 64.) In anderen Fällen gehen die sekundären Schwanz-

Fig. 91.



Fig. 91a.

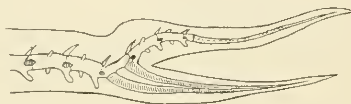


Fig. 91. Lacerta agilis mit doppelter Schwanzspitze. Beide Spitzen sind durch Regeneration aus dem doppelt eingeknickten Schwanzende entstanden. Röntgenbild.
Fig. 91a. Lacerta vivipara mit Tripelschwanz. Die abgeschnittene normale Schwanzspitze hat sich regeneriert (unten). Aus 2 proximal gelegenen experimentell stark verletzten Wirbeln sind 2 überzählige Schwanzspitzen regeneriert, die durch einen gemeinsamen Hautmantel vereinigt sind. Röntgenbild.
(Nach G. Torrier, Zool. Anz., 1897.)

enden aus größeren Bißwunden hervor, die dem Schwanz des Tieres beigebracht werden, ohne daß er abgeknickt wird. Da alle Schwanzteile gleiche Regenerationsfähigkeit besitzen, können die sekundären Schwanzspitzen sowohl an den Seiten, wie auch oben und unten entstehen. Sie wachsen zuerst senkrecht zur Wundachse aus dem Schwanz heraus, dann aber erlangt sehr bald infolge reicherer Ernährung ihre kopfwärts gerichtete Seite ein größeres Wachstum als die dem Schwanzende zugekehrte; deshalb krümmt sich die Spitze bogig nach hinten, strebt also danach, Parallelstellung zum normalen Schwanzende einzunehmen (p. 64). In einer späteren Mitteilung (Zool. Anz., 1897, p. 356 ff.) giebt Tornier an, daß er die Bißwunden experimentell nachgeahmt habe, indem er mit einem scharfen Messer einer Eidechse die Schwanzspitze abschnitt und gleichzeitig weiter aufwärts den Schwanzstummel so einkerbte, daß einer seiner Wirbel stark verletzt wurde. In ähnlicher Weise hat Tornier auch 3 Schwanzspitzen erzeugt, von denen unter Umständen 2 dicht zusammenliegende eine gemeinsame Hautdecke erhalten. Präparate dieser Art hat Tornier nach Röntgenphotographieen zeichnen lassen (l. c., p. 357—359).

G. Tornier ist der Meinung, daß man ohne Schwierigkeiten vier-, fünf- und vielleicht noch mehrspitzige Eidechsenschwänze experimentell erzeugen wird, wenn man größeren Tieren, z. B. Lacerta viridis, den Schwanz durch einen schrägen, konkav gekrümmten Schnitt so abschneidet, daß 4 oder 5 Wirbel stark verletzt werden; diese Spitzen werden nach Tornier aber nur kurz bleiben (l. c., p. 360) G. Tornier fand, daß nicht nur die Lacertiden, sondern auch die Varaniden gelegentlich Doppelschwänze regenerieren.

Daß auch die Extremitäten der Reptilien regenerationsfähig sind, ist nach einer Mitteilung von Eggers mit Sicherheit anzunehmen. Es handelte sich in diesem Falle um eine Lacerta vivipara, die das linke Hinterbein in freilich unvollkommener Weise regeneriert hatte

(Fig. 92). Die anatomische Untersuchung des Skelettes dieser regenerierten Gliedmaße ergab beim Vergleich mit dem normalen Hinterbein der rechten Seite, daß die unteren Epiphysen von Tibia und Fibula miteinander verwachsen waren (Fig. 92a bei *b*) und dann ohne weiteres in ein unregelmäßiges, doch im großen und ganzen röhrenförmiges Knochengebilde übergehen (Fig. 92a). Diese Knochenröhre zieht sich gegen das freie Ende des Beinstummels in einen soliden Knorpelstab aus, der genau an der Stelle der unteren Knickung des Fußstummels in 3 getrennte, durch deutliche Gelenkflächen artikulierende Knorpelstücke zerfällt (Fig. 92a, *A*, *B*, *C*).

Fig. 92.



Fig. 92a.

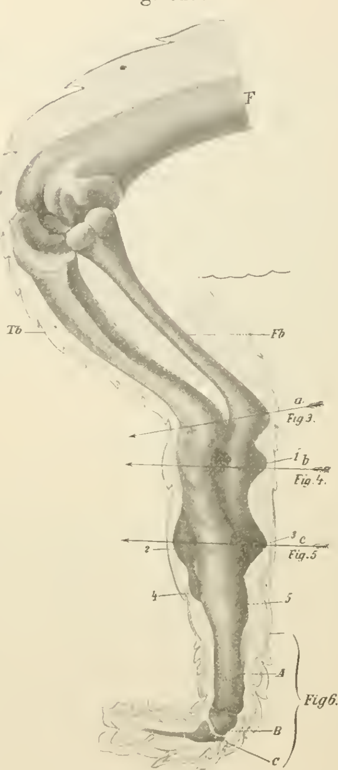


Fig. 92. Regeneriertes linkes Hinterbein einer Lacerta vivipara von oben. Vergr. 2 : 1.

Fig. 92a. Rekonstruktion der Skelettteile des verstümmelten und regenerierten Beines desselben Objektes. *F* Femur. *Tb* Tibia. *Fb* Fibula. *1—5* knorpelige Protuberanzen auf der Außenfläche des Callus. *A* solides Ende des Knorpelstabes mit Gelenkfläche. *B* mittleres Knorpelstück mit Gelenkfläche und Gelenkköpfchen. *C* endständiges Knorpelstück mit Gelenkgrube und Fortsetzung in den Bindegewebsstrang *bs*. Vergr. ca. 30 : 1. (E. Egger, Arbeit. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. VIII, 1886.)

Aus diesem Befund darf man schließen, daß die Eidechse längere Zeit vor ihrer Gefangennahme eine bedeutende Verwundung des linken Hinterbeines erlitten hatte, welche die distalen Epiphysen der Unterschenkelknochen verletzt und den Fuß mit Ausnahme eines Teiles der Tarsalknochen sofort durch Amputation oder später durch Nekrose entfernt hatte. Es wurde dann durch Regeneration ein monströser Fußstummel neu gebildet. Für eine eingetretene Regeneration sprach noch die Thatsache, daß die Hautbekleidung des Stummels abnorm gebaute Schuppen besaß.

Ueber die Ursache der eigentümlichen Knickung bei *B* ließ sich folgendes ermitteln. Es wurde beobachtet, daß die untere Knickung des damals noch weichen und biegsamen Beinstummels erst während der Gefangenschaft der Eidechse eintrat, und zwar allem Anschein nach infolge der fortwährenden Berührung mit dem Erdboden, nachdem das Tier begonnen hatte sich des Stummels zum Gehen zu bedienen. Da nun die Gliederung des Skelettstabes der regenerierten Extremität genau an die Stelle dieser Knickung fällt und die Gestalt besonders des mittleren Knorpelgliedes (Fig. 92a, *B*) gänzlich nach dieser Knickung modelliert erscheint, so ist der Gedanke nicht zurückzuweisen, daß

gerade die fortwährende Anstemmung auf den Boden die — in diesem Falle rein mechanische — Ursache der Gliederung des sich aus bindegewebiger Grundsubstanz differenzierendem Knorpelstabes gewesen ist.

e) Vögel.

Regenerative Potenzen an Organen von Vogelembryonen sind außer den früher mitgeteilten in sehr jungen Stadien (p. 43) erst in der allerletzten Zeit an etwas vorgeschrittenen Entwickelungsstadien bekannt geworden.

Im Sommer 1901 habe ich mit O. Dragendorff einschlägige Versuche an Hühnerembryonen vom Ende des 2. und Anfang des 3. Bebrütungstages begonnen. Wir wollten zunächst die Regenerationsfähigkeit des Auges und der Linse prüfen und zerstörten deshalb nach Roux's Methode mit heißer Nadel Linsenanlage und Augenbecherrand des in Fig. 93 dargestellten Entwickelungsstadiums. Die etwa 2 Tage nach der Operation fixierten Objekte wiesen in günstigen Fällen deutliche Regenerationserscheinungen am Augenbecher und an der Linse auf.

Fig. 93.



Fig. 93a.



Fig. 93. Hühnerembryo, 46 Stunden alt. Vergr. 20:1. (Nach M. Duval, Atlas d'embryologie, Paris 1889, Pl. VII, Fig. 107.) Zeigt das Stadium, in welchem das Auge (rechts) verletzt und die Linsenanlage zerstört wurde.

Fig. 93a. Kopf eines Hühnerembryo, bei dem in der 48. Stunde der Bebrütung die Linsenanlage zerstört und der in der 120. Stunde der Bebrütung lebend fixiert wurde.

Fig. 93—96 sind bei der angegebenen Größe gezeichnet, aber in der Lithographie auf $^2/_3$ reduziert worden.

(Nach Barfurth und Dragendorff, Verh. Anat. Ges. 1902.)

Bei einem Embryo hatte sich eine kleine, unregelmäßige Augenblase (Fig. 94) regeneriert und merkwürdigerweise ein „Lentoid“ an einem benachbarten Teile der Epidermis gebildet (*l*). Daß es sich hier nicht um eine zufällige Bildung handelt, folgt daraus, daß wir bei einer zweiten Versuchsreihe im Sommer 1902 noch einen Embryo mit ganz ähnlichem „Lentoid“ erhalten haben.

Ein anderes Objekt zeigt charakteristische Regenerationserscheinungen an der inneren Wand des Augenbechers und eine neugebildete Linse, die mit dem Rande des Augenbechers, also dem späteren Irisrande, innig verbunden ist (Fig. 95a—f). Der regenerierte Augenbecher ist sehr

klein im Vergleich zum normalen Auge und fällt besonders auf durch die starke Faltung der inneren Wand, die auf überwiegend

Fig. 94.

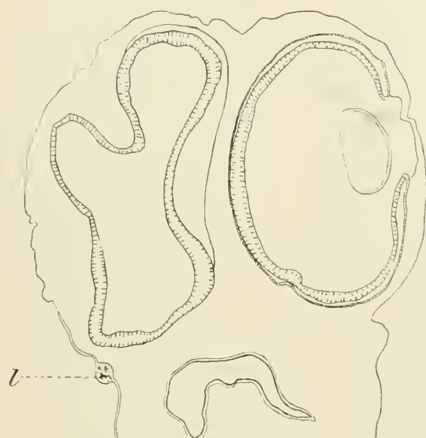


Fig. 94a.



Fig. 94. Frontalschnitt des Kopfes von Hühnerembryo *A*, der in der 72. Stunde der Bebrütung am linken Auge operiert und in der 114. Stunde lebend fixiert wurde Vergr. ca. 12 : 1. Normales Auge im Bilde rechts. Bei *l* ist in der Höhe der kleinen regenerierten Augenblase ein linsenartiger Körper („Lentoid") von der Epidermis regeneriert.

Fig. 94a. Schnitt 18 desselben Objektes, 240mal vergrößert. Zeigt den ektodermalen Ursprung des „Lentoids", d. h. den Zusammenhang mit der Epidermis.

starkes Wachstum im Vergleich zum Wachstum der äußeren Wand zurückzuführen ist (Fig. 95 *iw*).

Auch die regenerierte Linse ist sehr klein im Vergleich zur normalen Linse; sie mißt im äquatorialen Durchmesser nur 168 μ, während die Linse des normalen Auges 624 μ mißt. Diese neue Linse zeigt Schichtung, beginnende Faserbildung und ein kleines Lumen. Ueber den Ursprung dieser Linse läßt sich bis zur Aufklärung durch frühere Entwickelungsstadien an anderen Objekten nur folgendes sagen.

Der Ursprung vom Mesenchym ist nach dem mikroskopischen Befund ganz ausgeschlossen.

Der Ursprung vom Ektoderm (Epidermis) ist möglich, aber nicht mehr nachzuweisen, da nirgendwo der geringste Zusammenhang der Linse mit dem Ektoderm besteht.

Die dritte Möglichkeit endlich verweist uns auf den Augenbecherrand selber als Muttergewebe für die neugebildete Linse, also auf einen Ursprung, wie er für die regenerierte Urodelenlinse nachgewiesen ist. Für diese Möglichkeit spricht die überaus innige Verbindung der Linse mit dem Augenbecherrande, die aus Fig. 95e und Fig. 96 ersichtlich ist. Aber auch hier ist der direkte Zusammenhang aufgehoben, denn man sieht (Fig. 96) eine zarte Grenzlinie zwischen Linse und Augenbecherrand. Nach neueren Versuchen und Präparaten von O. Dragendorff läßt sich die innige Vereinigung der neuen Linse mit dem Augenbecherrande vielleicht dadurch erklären,

daß bei der Verletzung eine Verlötung des Ektoderms oder des Restes der Linsenanlage mit dem Augen-

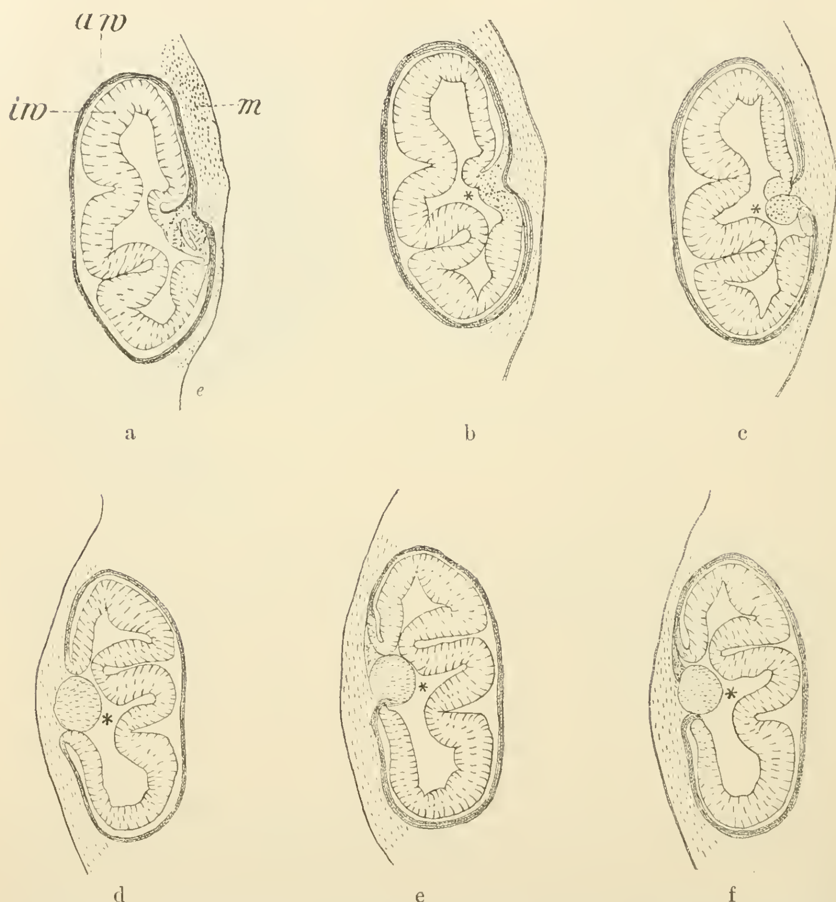


Fig. 95a—f. Regeneriertes rechtes Auge des in Fig. 93a dargestellten operierten Hühnerembryo mit regenerierter Linse. *aw* äußere, *iw* innere Wand des Augenbechers. *m* Mesenchym. *e* Ektoderm (Epidermis). Bei * liegt überall die regenerierte Linse. Vergr. 62 : 1.

becherrande hergestellt wird, die sich bei Regeneration der Linse noch einige Zeit erhält. Direkte Beweise für die Regeneration der Linse vom Irisrande haben wir aus den weiteren Versuchen nicht gewonnen. Neue Experimente werden hoffentlich Aufklärung bringen.

Man könnte nun hier den Einwand erheben, daß keine echte Regeneration der Linse, sondern nur eine gestörte Entwickelung aus einem Rest der Linsenanlage vorliegt. Das wäre aber wohl nur ein Wortstreit. Wenn aus dem Rest der Anlage sich eine Linse entwickelt, so liegt eben regenerative Entwickelung vor, da ein Teil das Ganze bildet, mag das Ganze auch kleiner und unvollkommener sein als eine normale Linse. Daß hier echte Regeneration

möglich ist, zeigt die Bildung des „Lentoids" und die Wiederherstellung des doppelwandigen Augenbecherrandes.

Auf Regenerationsvorgänge in vorgerückten Embryonalstadien weisen Beobachtungen von G. Tornier hin, nach welchen bei Hühnern und Enten außer überzähligen Hinterbeinen auch überzählige Blinddärme und eine überzählige Kloake mit zugehörigem After gefunden wurden. Diese „Mißbildungen" sind nach Tornier als Superregenerationen aufzufassen und durch eine Verletzung ausgelöst worden. Zur Erklärung ihres Entstehens diene Folgendes.

Das Becken dieser Vögel kann als ein unregelmäßiger Knochenring betrachtet werden (Fig. 97*a*, *r*), der das große Beckenloch (*m*) umschließt, die Gelenkfläche (*pf*) für das zugehörige Hinterbein trägt,

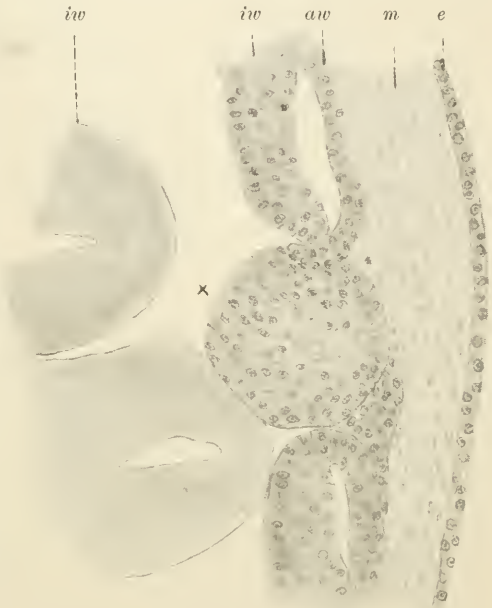


Fig. 96. Die in voriger Figur dargestellte regenerierte Linse in Verbindung mit dem Augenbecherrand, entsprechend Fig. 95e bei stärkerer Vergrößerung, 125:1. Bezeichnung wie in Fig. 95.

an seiner Innenseite mit dem Kreuzbein (*s*) durch Naht verbunden ist und an seiner Unterseite in dem Pubicum (*pu*) einen sehr charakteristischen Knochenfortsatz besitzt, der in der Nähe der Gelenkpfanne (*pf*) entspringt, sich hinten dicht an den Beckenring anlegt oder mit ihm daselbst verwächst und mit ihm vorher das kleine Beckenloch (*o*) umschließt.

Wenn nun ein derartiges Becken in der Embryonalperiode (Fig. 97a) am hinteren Ende durch eine gegen das Kreuzbein gerichtete Kraft (*p*) auf Verbiegung beansprucht wird, so zerplatzt dabei das Becken sehr bald in der Art, wie das Fig. 97a in Punktlinien, Fig. 97b in der Ausführung zeigt. So erhält das zersprengte Becken vier Wundflächen (r^1, r^2, r^3, r^4), die nun jede für sich superregenerativ vorgehen und zunächst je einen Regenerationskegel bilden. Klafft dabei der Einriß in das Becken nur mäßig weit, so verwachsen die aus r^1 und r^2 (Fig. 97c) entsandenen Kegel miteinander und bilden einen überzähligen Abschnitt des Beckenringes, dessen innere Einrißstelle dadurch gleichzeitig verschlossen wird. Die aus r^3 und r^4 dagegen entstandenen Regenerationskegel wachsen an ihren Basen gegeneinander vor und mit ihren Spitzen in das zersprengte große Beckenloch (*m*) nach dem Innenteil des Beckenringes hin, dann verwachsen sie an der Basis miteinander, während ihre Spitze das Bestreben hat, eine überzählige Gelenkpfanne (pf^1) mit zugehöriger überzähliger Hinter-

gliedmaße zu erzeugen. Ist der Beckeneinriß aber nur klein (wie in Fig. 97c), so bleibt die eine von ihnen im Wachstum zurück und vermag eine überzählige Pfanne und Gliedmaße nicht zu erzeugen, während

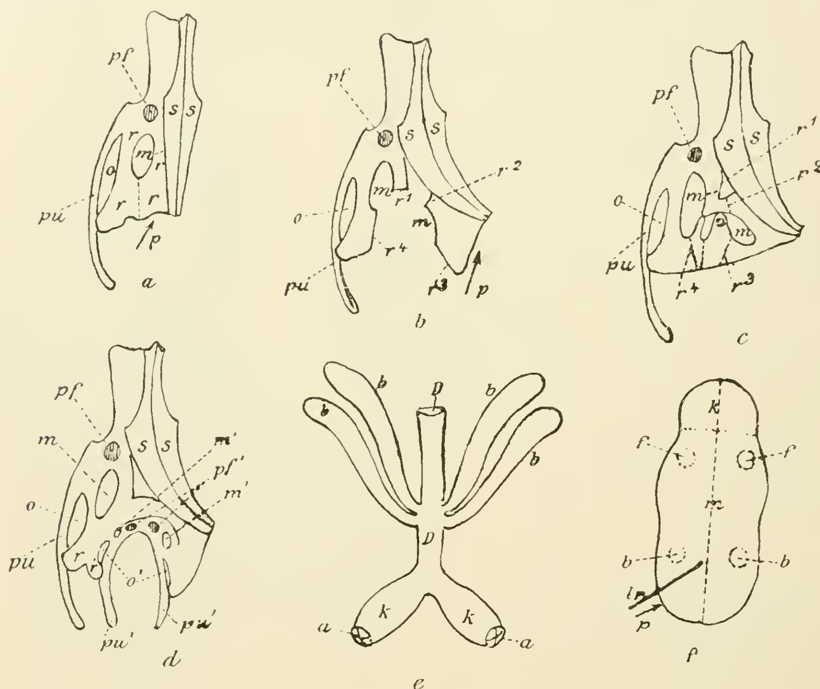


Fig. 97a—f. Schematische Darstellung der Superregeneration an einem embryonalen Vogelbecken, welches durch eine verbiegende Kraft (*p*) zerplatzte. *S* Sacrum. *pf* Gelenkpfanne. *r*, r^1, r^2, r^3, r^4 Wundflächen. *o* kleines Beckenloch. *pu* Pubicum. *m* großes Beckenloch.
In Fig. 97e bedeutet: *D* Darm. *d* Blinddarm. *K* Kloake. *a* After In Fig. 97f bedeutet: *m* Mittellinie des Körpers. *K* Kopfanlage. *f* Anlage der Vordergliedmaße. *b* Anlagestelle der Hintergliedmaße. *lr* Einriß in die linke Körperseite. *p*↑ Kraft, welche die Verbiegung erzeugte, deren Zugscheitel einriß. Nach G. Tornier, 1902.

dies der anderen Spitze gelingt. Das Tier erhält alsdann nur e i n e überzählige Gliedmaße, wie sie bei einer Ente (Fig. 97c) beobachtet wurde. Klafft aber die Beckenwunde etwas weiter, so können die aus r^3 und r^4 entstandenen Regenerationskegel b e i d e ihre überzählige Pfanne und Gliedmaße ausbilden; da indessen bei dem beobachteten Objekt (einem Huhn) beide Pfannen sehr nahe bei einander lagen, so verwuchsen sie ebenso wie ihre zugehörigen Oberschenkel miteinander.

So versteht man, daß bei noch weiter klaffender Wunde (Fig. 97d) die 4 Regenerationskegel volle Freiheit der Entfaltung gewinnen und bei dem betreffenden Objekt (einer Ente) d r e i fast vollständige Becken mit zugehörigen Gliedmaßen bilden, von denen die beiden überzähligen mit ihren Pfannen und Oberschenkeln weit von einander getrennt und ganz unabhängig sind.

Ueber die E n t s t e h u n g dieser Verbildungen und der überzähligen

Darmabschnitte äußert sich G. Tornier folgendermaßen: Bei der Embryonalanlage dieser Individuen (Fig. 97f) wirkte die verbiegende Kraft (*p*) nicht nur auf das Becken ein und erzeugte in demselben den Einriß (*lr*), der bis an das Sacrum reicht, sondern diese Kraft verbog natürlich gleichzeitig den ganzen Hinterabschnitt des Tieres, und der Riß ging deshalb bis fast zur Mittellinie (*m*), traf hierbei auch die linke Seite des Darmes hart an der Kloake und erzeugte hier eine Wunde, aus welcher die überzählige Kloake (Fig. 97e, *k*) und mit Hilfe der zugehörigen Hautpartie auch der After herauswuchsen, während die überzähligen Blinddärme (Fig, 97e, *b*) wahrscheinlich nicht aus Darmwunden entstanden sind, sondern in Korrelation zu der überzähligen Kloake des Tieres aus einfachen Erweiterungen des Darmes.

Obgleich sich diese Darstellung der Entstehungsursachen der Natur der Sachlage nach nur auf Beobachtungen des fertigen und nicht des werdenden Zustandes gründen kann, so haben diese doch eine so gute Grundlage, daß sie der Wahrheit ohne Zweifel entsprechen oder doch sehr nahe kommen. Inwiefern die kausale Forschung durch zielbewußte Versuche hier Aufklärung schaffen kann, wird die Zukunft lehren.

Bei erwachsenen Vögeln kennen wir nur vereinzelte Regenerationserscheinungen. In das Gebiet der physiologischen Regeneration fällt die periodische Mauser, durch welche jährlich in kurzer Zeit das Federkleid erneut wird. Aber auch außerhalb der Mauser läßt sich nach der experimentellen Untersuchung von Samuel die Regeneration der großen Flügelfedern regelmäßig in vollkommener Symmetrie bei jedem künstlichen Ausziehen erwecken. Neuroparalyse nach Durchschneidung der Nerven des Plexus axillaris bei Tauben hindert den rechtzeitigen Eintritt der Regeneration nicht, bewirkt aber ein schwächeres Wachstum (Hypoplasie), so daß Samuel aus dieser Tatsache auf einen trophischen Einfluß der Nerven schließt. Störung der Cirkulation nach Unterbindung der Arteria axillaris verursacht eine erhebliche Verzögerung der Regeneration, wenn es zu wirklicher Anämie oder Ischämie gekommen ist.

Eine andere Regenerationserscheinung bei Vögeln hat eine gewisse theoretische Bedeutung erlangt: die Regeneration des Schnabels. Kennel hatte von einem Storch berichtet, dem der Oberschnabel zufällig in der Mitte abgebrochen und darauf der Unterschnabel an derselben Stelle abgesägt worden war und der beide wieder vollständig regenerierte. Ueber das Abbrechen des Schnabels bei Vögeln lagen sonst keine Beobachtungen vor, und so bildete dieser Fall eine Schwierigkeit für die Weismann'sche Theorie, nach welcher die Regeneration eine Anpassungserscheinung ist. Dieser scheinbare Widerspruch gegen die Anpassungstheorie wird nun nach Weismann durch Mitteilungen von Bordage beseitigt, nach welchen auf der Insel Bourbon Verletzungen des Schnabels bei Hühnern, die zu dem dort beliebten Hühnerkampf benutzt werden, häufig vorkommen und regelmäßig zur Regeneration des Schnabels führen. Es wird dabei sowohl der Knochen, als die Hornbekleidung regeneriert.

Ich selber habe diesen Beobachtungen noch eine neue hinzugefügt, bei welcher der Oberschnabel eines südamerikanischen Papageies infolge eines Sturzes des Tieres abbrach und wiederhergestellt wurde. Von der Bruchstelle hing nach Angabe des Besitzers, Sanitätsrat Dr. Hausmann in Potsdam, ein Hautlappen herab, der aus

Mundschleimhaut nebst Periost bestand und als Matrix für die Regeneration des Schnabels diente. Der regenerierte Oberschnabel war schöner und stärker als der alte, der mehrere Scharten gehabt hatte. Als zufällig später die Spitze dieses regenerierten Schnabels noch einmal abbrach, wurde sie mit derselben Leichtigkeit regeneriert. Auch in diesem Falle wurde sowohl Knochen als Hornsubstanz wiedergebildet. Da der Papageischnabel Freß-, Kletter- und Kampforgan ist, mag er wohl öfter abbrechen; die bei ihm festgestellte Regenerationsfähigkeit läßt sich also für die Weismann'sche Anpassungstheorie der Regeneration allerdings verwerten.

Ob die auch bei Vögeln, z. B. von Pfitzner und Grönberg bei Hühnern, beobachtete Polydaktylie durch Regeneration entsteht, läßt sich zur Zeit nicht sicher entscheiden. Pfitzner und Grönberg sehen in dieser Erscheinung eine unvollständige Doppelbildung des ganzen Fußes. Die regenerative Entstehung einer solchen Mißbildung muß nach unseren Erfahrungen an Amphibien durchaus als möglich bezeichnet werden. Daß G. Tornier alle überzähligen Bildungen, z. B. am Becken, am Darm und an den hinteren Extremitäten, als superregenerative, durch Verletzung hervorgerufene Erzeugnisse ansieht, wurde schon oben erwähnt.

f) Säuger.

Eine Regeneration von Organen kommt bei Säugetieren im erwachsenen Zustande nach unserer jetzigen Kenntnis nur in sehr beschränktem Maße vor, wohl aber werden ergiebige Gewebsregenerationen beobachtet. Die periodische Neubildung des Geweihes bei Hirschen, deren längst bekannte Abhängigkeit von den Geschlechtsorganen neuerdings Rörig eingehend nachgewiesen hat, ist im wesentlichen eine umfangreiche Gewebsneubildung (Hautknochen), und die Wiederherstellung eines verloren gegangenen Fingernagels oder Haares beim Menschen ist auch keine Organregeneration, sondern Regeneration einer Gewebsbildung (Epidermisgebilde).

Die Frage aber, ob auch bei Embryonen der Säugetiere die Organregeneration verloren gegangen ist, kann nicht ohne weiteres mit nein beantwortet werden. Nicht nur die Analogie mit anderen höheren Wirbeltierklassen, sondern auch thatsächliche Beobachtungen machen es sogar wahrscheinlich, daß auch bei Säugern und dem Menschen die Embryonen noch regenerative Fähigkeiten besitzen, die bei erwachsenen Individuen erloschen sind. Wenn auch die direkten Beobachtungen solcher Regenerationen wegen der komplizierten Eihüllen dieser Embryonen unmöglich sind, so können wir doch aus gewissen „Monstrositäten“ auf regenerative Vorgänge mit großer Wahrscheinlichkeit schließen.

Zu diesen „Monstrositäten“ gehören die überschüssigen Gliedmaßenteile. Diese Erscheinung, die schon oben als Polydactylie, Hyperdactylie, Hypermelie, Hyperpedie etc. bezeichnet und von der neueren entwickelungsmechanischen Forschung mittels zielbewußter Experimente an Amphibien durch Regeneration hergestellt wurde, hat gerade bei Säugern und dem Menschen von je her die Forscher beschäftigt. Um über die Beziehung der Polydactylie zur Regeneration auch in dieser Tierklasse Klarheit zu gewinnen, ist ein kurzes Eingehen auf die zur Zeit herrschenden Ansichten über

die Entstehung überschüssiger Gliedmaßen und ihrer Teile notwendig. Ich beziehe mich dabei auf die Arbeiten und Referate von Rüdinger, Gegenbaur, Boas, Swedelin, Bardeleben, Leboucq, Baur, Albrecht, Kollmann, Fackenheim, Zander, Pfitzner, Thilenius, Jolly, Dwight, Grönberg, Kümmel, Klaussner u. A.

Ueber die Entstehung der Polydactylie giebt es zur Zeit drei Theorieen.

Aus den Beobachtungen, daß die Verdoppelung jeden beliebigen Finger treffen kann, aber besonders häufig am kleinen Finger und Daumen vorkommt, daß sie zuweilen an Händen und Füßen gleichzeitig auftritt und oft vererbt wird, ziehen viele Forscher den Schluß, daß diese Formen der Dactylie einen Rückschlag auf einen älteren mehrfingerigen Typus darstellen. Man kann diese Theorie die „atavistische“ nennen. So nehmen Bardeleben, Kehrer, Wiedersheim u. A. an, daß die Urform der Säugetierhand und des Säugetierfußes nicht pentadactyl, sondern heptadactyl war. Albrecht bezeichnet die Hyperdactylie des Menschen als Spaltung eines sonst normalen Fingers, deren Ausgangspunkt auf die Rochen zurückführe. Kollmann weist zwar darauf hin, daß die Anatomie noch nicht berechtigt ist, alle Arten der Polydactylie für Rückschlag zu erklären, daß vielmehr z. B. das Auftreten von 10 Fingern an einer Hand wohl am einfachsten als partielle Doppelbildung aufzufassen ist, steht aber auch im ganzen auf der atavistischen Grundlage: Hyperdactylie ist eine theromorphe Erscheinung und weist auf eine Reduktion von Strahlen hin, welche bei der Umformung der Fischflosse in eine Batrachierhand mit aufgenommen wurden. Hyperdactylie des Menschen ist demnach eine besondere Form des Atavismus.

Eine zweite Theorie ist die der doppelten Keimesanlagen, die von Förster und mit einigen Modifikationen auch von Marchand vertreten wird. Nach Marchand kann von außen eine Spaltung erzeugende Ursache einwirken, es kann aber auch ein Mehrfachwerden ohne äußere Veranlassung durch eine dem Keim anhaftende Eigentümlichkeit vorkommen. Die äußere Ursache einer solchen Spaltung sieht Ahlfeld in Amnionfäden und führt als Beweis ein Kind an mit doppelten Daumen, zwischen welchen ein amniotischer Faden haftete. Ahlfeld nimmt an, daß es sich auch bei der vom Keim ausgehenden Vererbung nur um eine Vererbung der bedingenden Ursache, um eine Anomalie des Amnion handelt.

Nach einer dritten Theorie ist Polydactylie lediglich Mißbildung. Nach Gegenbaur ist sie eine Monstrosität, die in die Reihe der Doppelbildungen gehört. Ziegler rechnet sie zu den vererbbaren Mißbildungen, die ursprünglich als Keimesvariationen auftreten. Jolly beschreibt eine Hand mit 6 Fingern, die in zwei Partieen zu je 3 Fingern gesondert waren. Hier handelt es sich nach ihm um eine teilweise Doppelbildung der Hand und einzelner Teile des Armes bei gleichzeitigem Verlust anderer Teile.

Wie ich schon an anderer Stelle betont habe, leiden diese Theorieen an dem Fehler, daß sie alle Fälle von Polydactylie auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen suchen. Nur Marchand hat nach meiner Ansicht das Richtige getroffen, wenn er innere und äußere Entstehungsursachen annahm. Diesem Prinzip ist denn auch der sorgfältigste neuere Bearbeiter der Extremitäten-Mißbildungen, W. Kümmel, mit Recht gefolgt, indem er eine endogene (dynamische)

und eine exogene (mechanische) Entstehung dieser Mißbildungen unterscheidet. Da die endogene Entstehung auf Keimesvariationen beruhen muß — die man eventuell als atavistische auffassen kann — so ist sie durch die Entwickelung selber bestimmt, während die exogen entstehende Polydactylie wesentlich durch Regeneration geliefert wird. Diese Erwägung hat mich seiner Zeit veranlaßt, eine ontogenetische und eine regenerative Polydactylie zu unterscheiden.

Die wertvolle Arbeit von Kümmel (1895), dem Klaussner (1900) bei seiner Einteilung der Difformitäten an den Gliedmaßen gefolgt ist, behandelt nicht nur die Polydactylie, sondern auch die auf Defekt und Verwachsung beruhenden Mißbildungen. Die endogene Entstehung aller dieser Difformitäten wird nach ihm notwendig wohl nur für die exquisit vererbbaren Fälle ihre Geltung behalten müssen. Dagegen besteht für alle anderen wenigstens die Möglichkeit, daß die an sich normale Entwickelung durch äußere Einflüsse gestört wurde. Solche Störungen können Raumbeschränkungen in der Uterushöhle sein, welche erstens einen Druck der Eihüllen auf die Extremitätenknospen veranlassen und dadurch Mißbildungen durch Defekt oder Verwachsung herstellen, oder welche zweitens durch Bildung und Anschmiegung von Amnionfäden die Extremitätenanlage schädigen, Spaltungen und dadurch regenerative Polydactylie erzeugen.

Daß eine Polydactylie durch Regeneration nach Verletzung entstehen kann, ist ja durch Piana, mich, G. Tornier, Giard u. A. bei Amphibien bewiesen. Daß sie auch bei Säugern und dem Menschen anzunehmen ist, gilt bei fast allen neueren Autoren als sicher. Seitdem Ahlfeld die wichtige Beobachtung eines Amnionfadens in dem Spalt eines Doppeldaumens machte und in diesem Faden die Ursache der Spaltung erkannte, hat Zander (1891) im Anschluß an Ahlfeld den kühnen, aber guten Gedanken gehabt, die Entstehung der Polydactylie überhaupt auf die Einwirkung des Amnion auf die embryonale Gliedmaßenanlage zurückzuführen, und hierin ist ihm G. Tornier gefolgt. Eine Verletzung durch amniotische Fäden aber wird in diesen jungen Entwickelungsstadien sicherlich Regeneration auslösen und unter günstigen Umständen Polydactylie herstellen. In dieser Annahme stimme ich mit Marchand, G. Tornier, Kümmel, Klaussner u. A. vollkommen überein.

Wie eine solche Polydactylie bei Säugetierembryonen (Schweine und Cerviden) zu stande kommen kann, hat Tornier auf Grund von natürlichen Präparaten in Fig. 98 veranschaulicht. Bei den Schweinen ist an der Vordergliedmaße die häufigste Form der Polydactylie oder Hyperdactylie diejenige, bei welcher an der Innenseite eine oder zwei überzählige Zehen auftreten (Fig. 98b, c), die, wenn sie beide vorhanden sind, den Charakter einer 3. (D_3') und 4. Zehe (D_4') besitzen und zu den entsprechenden Zehen des Fußes, zu dem sie gehören, Spiegelbilder liefern, so daß also an einem solchen 6-zehigen Schweinefuß die Zehen in folgender Reihe vorhanden sind: D_4', D_3', D_2, D_3, D_4, D_5, wobei die beiden ersten die überzähligen, die folgenden die normalen Zehen sind. Diese überzähligen Zehen entstehen nun stets so, daß das bei den Schweinen vorhandene Carpale 1 (Fig. 98a C_1) durch eine auf dasselbe von unten her drückende Kraft (p) in zwei Teile zersprengt wird, wodurch zwei einander zugekehrte Wundflächen (r) entstehen. Wenn diese nicht wieder verwachsen,

sondern getrennt bleiben, so können sie sich mit Gelenkknorpel überziehen und 2 Carpalia (C_1a und C_1b) liefern, die bei klaffender Trennung beide eine überzählige Zehe zu erzeugen versuchen. Manchmal gelingt das nur der am freiesten liegenden (Fig. 98b), bei weiter

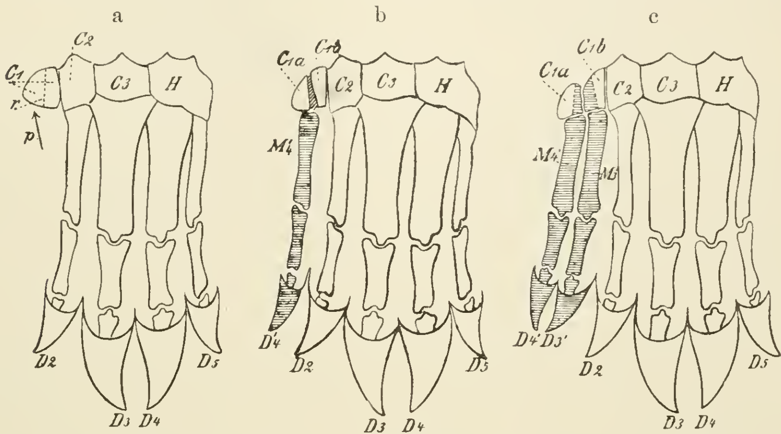


Fig. 98a—c. Superregeneration überschüssiger Zehen (D_3, D_4) am Schweinevorderfuß. Erklärung im Text. (Nach G. Tornier, Verh. V. intern. Zool.-Kongr. 1901.)

Klaffung aber beiden (Fig. 98c). Diese treten dann in ein Symmetrieverhältnis zu einander und bilden so die erwähnten überzähligen Zehen (D_4' und D_3') des Fußes.

Auch am Hinterfuß eines Schweines hat G. Tornier eine überschüssige (5.) Zehe gefunden und ihre superregenetische Entstehung nachgewiesen. Die Ursache dieser Bildungen sieht er allgemein in schneidenden oder drückenden Einwirkungen von Amnionstreifen, welche die Verletzung erzeugen und dadurch Superregeneration auslösen.

Solche Amnionstreifen wirken aber verletzend nur dann, wenn sie durch abnorme Erschütterung des trächtigen Tieres beim Springen, Fallen u. s. w. in starke Zugspannung versetzt werden; daher die praktische Regel der Viehzüchter, trächtige Muttertiere vor äußeren Angriffen jeder Art zu wahren.

Zusammenfassung des III. Abschnittes.

1) Bei Cyclostomen ist die Regenerationsfähigkeit des Schwanzes wahrscheinlich (Cauda trifida, Barfurth).

2) Bei Amphibien erfolgt Regeneration des Rückenmarkes, aber nicht des Gehirnes.

3) Die Regeneration des Auges der Amphibien ist nach Bonnet, Blumenthal und Fraisse möglich, wenn ein Teil der Bulbushäute mit dem Opticus in Verbindung bleibt. Die regenerative Neubildung der Linse erfolgt nach Colucci, G. Wolff, E. Müller, A. Fischel, Brachet und Benoit, W. Kochs u. A. bei Salamander- und Tritonenlarven vom oberen Irisrande aus; die große biologische Bedeutung dieser Thatsache wurde von G. Wolff zuerst erkannt. Nach

A. Fischel kann eine schwächere Linsenanlage auch in sehr seltenen Fällen vom unteren und seitlichen Irisrande gebildet werden.

4) Der Schwanz der Amphibien hat eine unbegrenzte Regenerationsfähigkeit. Die Achse des Regenerates steht senkrecht zur Wundfläche (Barfurth). Durch geeignete operative Verletzung der Chorda dorsalis oder des Skelettes läßt sich ein Gabelschwanz (Cauda bifida Barfurth, Cauda trifida, G. Tornier) erzeugen.

5) Kiemen, Kiefer, Gliedmaßen und ihre Teile wurden bei urodelen Amphibien regeneriert. Die Regeneration der Gliedmaßen wiederholt die erste Entwickelung (Goette, Fraisse) und liefert nach G. Tornier im Skelett zuerst den Spitzenteil, in den Hauptpartieen zuerst den Basalteil. Durch geeignete operative Verletzung läßt sich Superregeneration (Barfurth), z. B. Polydaktylie (Piana, Barfurth, Giard, G. Tornier) erzeugen. Ob die verhältnismäßig häufige Regeneration von 5 Fingern, statt der normalen 4, an der Hand von Urodelen atavistischer Natur ist, muß durch weitere zahlreiche Versuche entschieden werden.

Bei erwachsenen Anuren (Fröschen) ist in einigen Fällen Regeneration von Gliedmaßen beobachtet worden (Spallanzani, G. Tornier). Bei den Larven der Frösche sind die Extremitäten regenerationsfähig, indessen nimmt diese Fähigkeit mit zunehmendem Alter sehr schnell ab (Barfurth).

6) Die Schwanzflosse mancher Knochenfische ist regenerationsfähig (Broussonet, Mazza, T. H. Morgan, Nusbaum und Sidoriak). Auch können neue Mündungen am Enddarme und an der Urethra regeneriert werden (Nusbaum und Sidoriak).

7) Bei Reptilien ist der Schwanz regenerationsfähig. Durch geeignete Verletzung der Wirbel lassen sich experimentell zwei- und dreifach geteilte Schwanzenden erzeugen (G. Tornier). Auch an einer Gliedmaße ist rudimentäre Regeneration beobachtet worden (Egger).

8) Embryonen der Vögel vermögen nach Verletzung der Anlagen von Linse und Auge den Augenbecher und die Linse zu regenerieren (Barfurth und Dragendorff). Durch Verletzungen am Beckenteil von Vögelembryonen können Superregenerationen (überzählige Hinterbeine, überzählige Blinddärme, eine überzählige Kloake mit zugehörigem After) ausgelöst werden (G. Tornier). — Bei erwachsenen Vögeln sind die Federn (Samuel) und der Schnabel (Kennel, Bordage, Barfurth) regenerationsfähig.

9) Bei Säugern werden Haare, Nägel, Geweihe regeneriert. Viele Fälle von Polydaktylie sind auf Regeneration in frühen Embryonalstadien zurückzuführen (Ahlfeld, Barfurth, Marchand, Kümmel, Klaussner u. A.) Nach Zander und G. Tornier sind sogar alle überzähligen Bildungen als Superregenerationen zu erklären.

IV. Regeneration der Gewebe.

Eine ausführliche Darstellung der Gewebsregeneration kann nicht Zweck dieses Kapitels sein. Ich werde mich im wesentlichen auf einen Ueberblick der Regenerationsvorgänge in den Geweben der Embryonen (Larven) beschränken und nur zur Ergänzung Gewebsregenerationen bei erwachsenen Tieren heranziehen.

Von Embryonen der Wirbeltiere kommen hier wieder im wesent-

lichen die Anamnier (Fische, Amphibien) in Betracht, die ein leichtes Experimentieren ermöglichen.

Da auch hier wieder die Amphibien das am längsten bekannte Studienobjekt bilden, während die Fische erst in der jüngsten Zeit untersucht wurden, so lege ich die Erfahrungen über Gewebsregeneration bei den Amphibienlarven zu Grunde und ziehe die an den Fischen und den übrigen Wirbeltieren gewonnenen Ergebnisse zum Vergleich und zur Aushilfe heran.

Die Gewebsregeneration bei Amphibien ist in unserer Zeit eingehend von FRAISSE, mir u. A. studiert worden. Beide Autoren kamen übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß alle Gewebsarten der Amphibienlarven die Fähigkeit der Regeneration besitzen, daß jedes Gewebe nur gleichartiges Gewebe wiedererzeugen kann und daß demgemäß alle Regenerationen von übrig gebliebenen (präexistierenden) Elementen ausgehen. Diese Elemente haben einen embryonalen Charakter bewahrt (z. B. das Stratum germinativum des geschichteten Plattenepithels), oder sie können nach RIBBERT einer „Entdifferenzierung“ in der Weise unterliegen, daß die normale Differenzierung, Form und funktionelle Beschaffenheit verloren geht und daß ein indifferenterer Zustand an die Stelle tritt, der die Zelle auf einen früheren Entwickelungszustand zurückführt. Sowohl FRAISSE wie ich maßen den Leukocyten keine Bedeutung für die Regeneration bei, wie frühere Autoren gethan hatten und traten damit auf die Seite der pathologischen Anatomen (ZIEGLER, MARCHAND, EBERTH, RIBBERT u. A). Die Untersuchung der Gewebsregeneration im Schwanze der Amphibienlarven lehrte mich, daß bei der zeitlichen Aufeinanderfolge dieser Regenerationen die primäre Entwickelung im allgemeinen wiederholt wird. Die Gewebe regenerieren in dieser Reihenfolge: 1) Epidermis, 2) Rückenmark, 3) Chorda und skeletogenes Gewebe, 4) Bindegewebe, Cutis, Kapillaren, 5) quergestreifte Muskulatur, 6) peripheres Nervensystem.

Die Regeneration der Epidermis erfolgt nach KLEBS, PETERS und mir so, daß der erste Epithelbelag der Wundfläche von restierenden Epithelzellen der Wundränder durch einfache Verschiebung (NUSSBAUM), also nicht durch Neubildung, geliefert wird. Die durch den Schnitt hergestellte „Unterbrechungsfläche“ (ROUX) bewirkt durch Aufhebung des Seitendruckes zunächst eine wohl nur passive Verschiebung der Epidermiszellen. Es scheint aber, daß der „stetige einseitige Druck“ die Zellen bald „zu einer Art aktiver Umordnung“ (ROUX) veranlaßt, wobei als cytotropische Wirkungsweise im Sinne von ROUX und KROMAYER eine „Epitheliophilie“ der Epithelzellen bemerkbar wird. Hierbei können die einzelnen Zellen nach Art einer Amöbe Fortsätze aussenden (KLEBS, NUSSBAUM und neuerdings LEO LOEB) und unter sich zusammenfließen. Zur Bedeckung der Wundfläche werden nur die gewöhnlichen und indifferenten Zellen des Stratum germinativum und corneum, nicht aber die zu specifischen Organen (LEYDIG'sche Zellen etc.) differenzierten Zellen verwandt (Fig. 99a). Später erst beginnt im präexistierenden Epithel der Wundränder die aktive Zellvermehrung auf mitotischem Wege; eine freie Kernbildung habe ich dagegen im Gegensatz zu FRAISSE nicht beobachtet. Erst nach Bildung einer mehrschichtigen Epitheldecke über der Wunde differenzieren sich die specifischen Organe der Epidermis und ihrer Zellen, also die Cuticula, die Zellbrücken, die granulaerfüllten LEYDIG'schen Zellen und die Drüsen

Fig. 99.

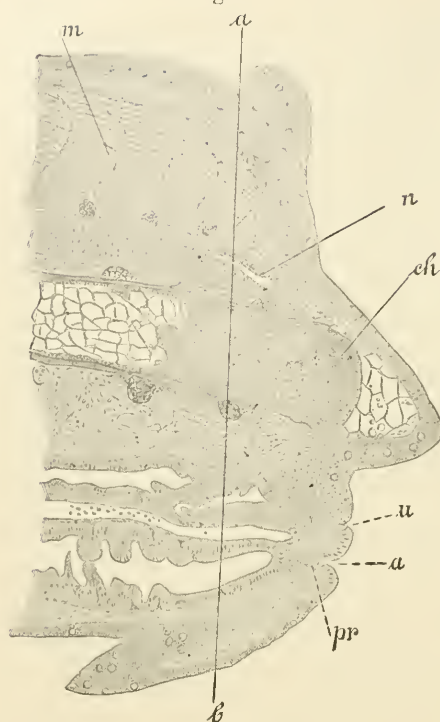


Fig. 99. Sagittaler Schnitt durch das regenerierte Schwanzende eines Forellenembryo, 4 Wochen nach der Operation. *a b* Schnittrichtung. *m* Myomeren. *n* Rückenmark. *ch* Chorda dors. *u* Einsenkung des Epithels, wo später die Urethralöffnung entsteht. *a* neugebildete Afteröffnung. *pr* Proctodaeum. (Nusbaum und Sidoriak, Archiv f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.)

Fig. 99b.

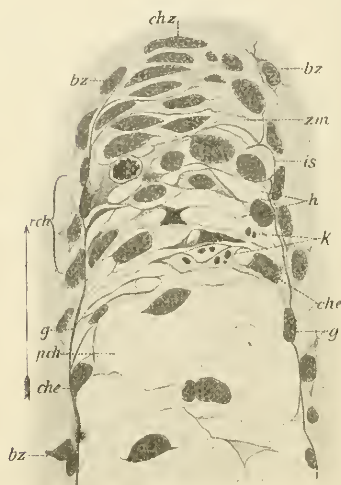


Fig. 99a.



Fig. 99a. Regeneration der Epidermis an der Schwanzspitze einer Axolotllarve von 4,0 cm Länge; $1^1/_2$ Stunde bei 18° C regeneriert. *p* Pigmentzellen. *f* Fasern des Bindegewebes. *m* Muskelrest. *b* rote Blutkörperchen. *Zb* Zellbrücken. *LZ* Leydig'sche Schleimzellen. *v* Vakuolen. *e—e'* Epithelbelag der Wunde, aus vorgeschobenen persistierenden Epidermiszellen bestehend. *c c'* Grenze der durchschnittenen Cutislamelle. *kc* scheinbar kernlose Zellen, deren Kerne bei Anwendung von $^1/_{12}$ Immersion sichtbar wurden. *sp* Spalt zwischen Wundbelag und der etwas retrahierten bindegewebigen Grundsubstanz. Vergr. 370 : 1.

Fig. 99b. Regeneriertes caudales Chordaende von Siredon pisciformis, im Ei amputiert, 7 Tage bei 18° C regeneriert. *che* Chordaepithelzelle. *pch* persistierende Chordazelle. *g* Schnittgrenze. *rch* regenerierte Chordazellen. *k* Dotterkörner. *h* hyaline Massen in den regenerierten Chordazellen. *is* innere Chordascheide. *bz* Bindegewebszelle. *chz* äußerste Chordazelle. (Barfurth, Archiv mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891).

(M. Heidenhain, Vollmar); auch die Chromatophoren bei Fischen erscheinen nach L. Loeb erst später im regenerierten Epithel.

Die Regeneration des Rückenmarkes habe ich schon oben bei der Organregeneration berücksichtigt .Während diese Regeneration bei Amphibien so früh eintritt, stellt sie sich bei Fischen nach Nusbaum und Sidoriak am spätesten von allen Geweben ein. Es wurden in der 10. Regenerationswoche nur die ersten Anfänge der Regeneration beobachtet.

Die Versuche über Regeneration des Rückenmarkes und des Gehirnes bei höheren Wirbeltieren haben zwar kein einheitliches, aber in der Regel ein negatives Resultat gehabt. Die specifischen Ganglienzellen und meist auch die Gliaelemente regenerieren nach Angabe fast aller Forscher (Schiefferdecker, Coën, Sanarelli, Friedmann, Stroebe, v. Kahlden, Sgobbo, Marinesco, Tschistowitsch u. A.) nicht, sondern die Defekte werden lediglich durch Bindegewebe geschlossen, dem sich eine unwesentliche Wucherung des Gliagewebes zugesellen kann (E. Ziegler, 1900).

Die Regeneration der Chorda dorsalis ist von Fraisse und mir bei Anuren, von mir auch bei Urodelen nachgewiesen worden und von Nusbaum und Sidoriak auch bei Knochenfischen (Bachforelle) sichergestellt. Bei dieser Regeneration beobachtet man bei Froschlarven und der Bachforelle eine Verdickung der Chordascheide, die nach neueren Untersuchungen aus zwei Schichten besteht. Das

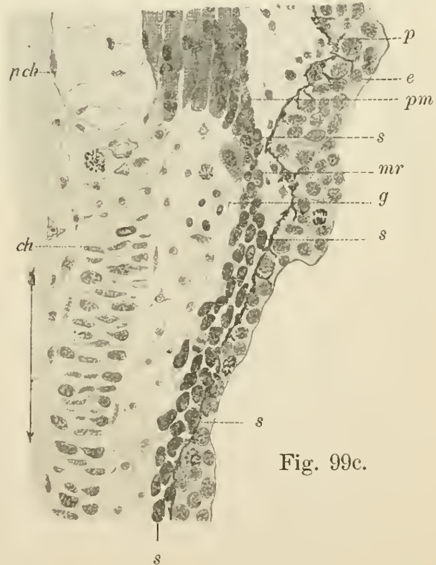


Fig. 99c.

Fig. 99c. Siredon pisciformis, regenerierte Schwanzspitze. Das Tier wurde nach dem Ausschlüpfen amputiert, regenerierte 14 Tage bei 18° C. Es wird keine echte Chorda, wie in Fig. 98, regeneriert, sondern ein Chordastab (*ch*). *p* Pigment. *e* Epidermis, oben etwas flach getroffen. *pm* präexistierende Muskelfasern mit Kernreihen. Diese setzen sich fort in eine langgezogene Reihe junger Muskelzellen. *s* Sarkoblasten. *g* Gefäß. *pch* präexistierende Chorda. Vergr. 165 : 1. (Barfurth, Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.)

Chordagewebe selber regeneriert sich aus dem Chordaepithel, einer epithelialen Zellschicht am äußeren Mantel der Chorda, die die Rolle einer Matrix auch beim Wachstum der Chorda spielt. Die Chordascheide des Regenerates wird nach Nusbaum und Sidoriak im Anschluß an die alte Scheide gebildet und ist im übrigen ein Produkt des Chordaepithels.

Wenn bei den Anuren die Chordaregeneration verhältnismäßig einfach verläuft, da hier die Chorda das einzige Stützgewebe ist und bleibt, so ist dagegen bei Urodelen der Vorgang komplizierter, da hier die Chorda nur der Vorläufer des eigentlichen Stützgewebes im Schwanze, des Skelettes, ist.

Die Regeneration der Chorda dorsalis und des skeletogenen Gewebes bei den Urodelen erfolgt durchaus in Abhängigkeit vom jeweiligen Entwickelungsstadium des Versuchstieres. Solcher Entwickelungsphasen habe ich bei Urodelen drei unterschieden:

1) Ausbildung der Chorda dorsalis mit großen hyalinen Chordazellen.

2) Bildung eines knorpeligen Stabes am caudalen Ende der Chorda, den ich Chordastab genannt habe.

3) Starkes Wachstum der äußeren Chordascheide, der skelettogenen Schicht, die von Strecke zu Strecke die Chorda einschnürt, während sich der Chordastab in sich selber gliedert. Diese Vorgänge leiten die Wirbelbildung ein.

Ich habe die Bezeichnung „Chordastab" gewählt statt des von H. Müller gebrauchten Ausdruckes „Knorpelstrang" „knorpeliger Endstab" bei Flesch, „Knorpelstab" bei Fraisse), weil ich dem Gebilde eine andere Genese (nämlich aus dem Chordagewebe selber!) zuschreibe und durch dieses Wort die von allen Autoren anerkannte innige Verbindung mit der Chorda besser hervorgehoben wird. Der Chordastab der Urodelen entspricht dem „Chordastäbchen", welches zuerst von E. Rosenberg bei menschlichen Embryonen, dann von M. Braun an der Schwanzspitze von Säugern und Vögeln gefunden wurde. Die Entstehung des Chordastabes aus echtem Chordagewebe wurde von Victor Schmidt in einer ausgezeichneten vergleichenden Untersuchung bei allen Tierklassen nachgewiesen. Der Chordastab kommt dadurch zu stande, daß bei allen höheren Wirbeltieren (nur bei Selachiern nicht) die Anlage der Wirbelsäule kürzer ist als die Chorda dorsalis, daß also eine phylogenetische Reduktion des Achsenskelettes eintritt.

Die Regenerationsversuche an diesen Stadien, die bei Siredon pisciformis schon an Embryonen in den Eihüllen beginnen müssen, lieferten mir folgende Ergebnisse.

1) Die Chorda regeneriert sich nicht nur bei anuren, sondern auch bei urodelen Amphibien.

2) Die Umwandlung der neugebildeten Chordazellen in große hyaline Zellen geschieht nur bei sehr jungen Individuen, und auch hier nur in den ersten Stadien der Regeneration. Später wandeln sie sich zum „Chordastab" um.

3) Etwas ältere Larven von Siredon und von Triton, wie es scheint, schon die jüngsten Larven regenerieren den Chordastab, der dem echten Chordagewebe isogenetisch ist.

4) Noch ältere Larven, bei denen das skeletogene Gewebe um die Chorda schon überall entwickelt ist, regenerieren aus skeletogenem und Chordagewebe (Chordaepithel) den „Knorpelstab" (H. Müller, Fraisse).

5) Es ergiebt sich also für die Regeneration der Chorda und des Skelettes (Knorpelstab) das einfache Gesetz, daß die Art der Regeneration durchaus abhängig ist vom jeweiligen Entwickelungsstadium des Stützapparates, d. h. der Chorda und des skeletogenen Gewebes.

Was die Schnelligkeit der Regeneration anbetrifft, so wächst zuerst das Rückenmark schneller als die Chorda, nachher aber überholt die Chorda das Rückenmark.

Die Regeneration der Chorda bei den Urodelen beweist gerade so wie die der Extremitäten bei Froschlarven, daß die Regenerationsfähigkeit in früher Jugend noch vorhanden sein kann, während sie in späteren Stadien erloschen ist.

Daß auch die Regeneration der Chorda bei den Säugern noch wieder erweckt werden kann, zeigen die Versuche RIBBERT's an dem als „Gallertkern" bezeichneten Chordarest bei Kaninchen. Wurde durch Anbohren der Intervertebralscheibe in der Lendenwirbelsäule der Gallertkern von dem umgebenden Gewebe befreit, so geriet der Chordarest in lebhafte Proliferation (1897).

Das skelettogene Gewebe dient als Matrix für das Wachstum und die Regeneration des Knorpels und des Knochens. Am Knorpel erhalten sich die proliferierenden Elemente desselben im Perichondrium (SIEVEKING), am Knochen im Periost (DUHAMEL, OLLIER, MARGARUCCI).

Letztere Thatsache wird sehr drastisch illustriert durch die Beobachtungen von WENDELSTADT an Axolotl-, Salamander- und Triton-Extremitäten. Ein vollständig exstirpierter Knochen (Radius, Ulna) einer Vorderextremität, an der die Hand erhalten blieb, wurde nicht regeneriert; die Ulna regenerierte auch nicht den exstirpierten Radius, und umgekehrt. Es erfolgte also auch keine Neubildung von den Zellen der umliegenden Gewebe aus, wie etwa bei Regeneration der Urodelenlinse vom Irisrande, und es war damit bewiesen, daß diese Knochenregeneration nur von den zugehörigen specifischen Zellen (Osteoblasten) ausgehen kann.

Fast gleichzeitig mit der Chorda beginnt bei Amphibienlarven die Gruppe der Bindesubstanzen ihre Regeneration. Am 3. Tage

Fig. 100.



Fig. 101.



Fig. 100. Axolotl, bei welchem Radius und Ulna exstirpiert wurden, ohne daß Regeneration eintrat. Der operierte Arm ist verkürzt, indem die Hand näher an den Oberarm gerückt ist. Die Folge davon war die Bildung eines Wulstes mit tiefen Falten. Senkrecht aus der Ebene der Hand ist ein überschüssiger Finger (*n*) aus einem verletzten Handwurzelknochen hervorgewachsen. 15 Monate nach der Operation starb das Tier. (WENDELSTADT, Archiv mikr. Anat., Bd. LVII, 1901.)

Fig. 101. Zwei Kapillaren (*cc*) aus der Area pellucida einer $34^1/_2$ Std. bebrüteten Hühnerkeimscheibe, zwischen welchen Gefäßsprossen in Ausbildung begriffen sind. An der oberen Kapillare eine blindsackförmige Ausstülpung des Lumens als erste Andeutung der neuen Kapillare, die deutlich intercellulär entsteht. (R. THOMA, Histogenese und Histomechanik des Gefäßsystems, 1893).

fand ich bei einer Larve von Rana esculenta die ersten Mitosen in fixen Bindegewebszellen, die zuerst ganz protoplasmatisch sind und später erst Fibrillen bilden. Das regenerierte Bindegewebe ist kernreich und enthält außerdem viele Wanderzellen (Körnchenzellen) und Pigmentzellen.

Die dem skelettogenen Gewebe verwandten mesenchymatösen Bindegewebszellen verlieren zum Teil die leichte physiologische Regenerationsfähigkeit, z. B. die sternförmigen Zellen des Bindegewebes (Merkel). Aber auch „schlummernde" Bindegewebszelleu können bei traumatischer Regeneration wieder reproduktionsfähig werden (P. Grawitz, Viering u. A).

Die erste Anlage der Cutis ist regenerativ wie embryonal „zuerst ein homogenes dünnes Häutchen (Remak), welches dann mit dem Dickerwerden ganz und gar in feine Fibrillen zerfällt" (Kölliker). Es liegt der Epidermis so dicht an, daß Hatschek es als „eine von der Epidermis ausgeschiedene Basalmembran" bezeichnet. Ich bin aber mit Remak, Hensen und Eberth der Meinung, — die übrigens auch Hatschek als möglich gelten läßt, — daß dieses Häutchen die äußerste Schicht der Cutis darstellt.

Die Regeneration der Kapillaren und Gefäße geschieht im Anschluß an das persistierende Rohr zunächst durch das Endothel (Arnold, Ziegler, Rouget, Mayer, Bobritzki, Fraisse, Kölliker u. A.). Die Vermehrung der Endothelzellen erfolgt nach meiner Beobachtung an Amphibienlarven auf mitotischem Wege. Nachdem wir durch Thoma (1893) wissen, daß die neue Kapillarsprosse ontogenetisch intercellulär, d. h. zwischen den zu Strängen geordneten Bildungszellen entsteht, dürfen wir für die traumatische Regeneration denselben Bildungsmodus als wahrscheinlich annehmen, obgleich zur Zeit noch die Ansicht herrscht, daß bei der Regeneration die neue Kapillare intracellulär durch Aushöhlung des Protoplasmas einer neugebildeten Endothelzelle entsteht (Jos. Meyer, Billroth, Golubew, Arnold u. A).

Recht spät werden im neugebildeten Amphibienschwanz die quergestreiften Muskelfasern regeneriert, obgleich die zelligen Elemente, aus denen sie entstehen, die Sarkoblasten (Klebs), schon früher aus den zelligen Resten der angeschnittenen Muskelfasern hervorgegangen sind (Fig. 103 *s*).

Die Untersuchung dieser Regeneration ist so schwierig, und die dabei auftretenden Vorgänge sind so bunt, daß eine einheitliche Darstellung derselben zur Zeit noch kaum möglich ist. Immerhin haben die zahlreichen neuen Untersuchungen über manche Punkte Licht gebracht. Wir wissen jetzt, daß die Regenerationserscheinungen verschieden sind in Abhängigkeit von der Species und dem Alter des Versuchstieres, sowie von der Schädigung, die die Muskulatur betroffen hat (Barfurth, Volkmann u. A.). Wir wissen ferner, daß vor und neben der Regeneration eine mannigfaltige Degeneration der verletzten Muskelfasern eintritt (Waldeyer, Nauwerck, Barfurth, Kirby, Volkmann, Nusbaum und Sidoriak u. A.) Endlich sind alle neueren Forscher darüber einig, daß die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern weder von weißen Blutkörperchen, noch vom Bindegewebe, sondern nur vom persistierenden Muskelgewebe ausgeht, also isogen ist, wie die anderen Gewebsregenerationen. Hier stehen aber zwei Theorieen einander gegenüber. Nach

der einen, die besonders von C. O. Weber, C. E. E. Hoffmann und P. Kraske vertreten wird, lösen sich die alten Muskelfasern gewissermaßen erst in ihre Elemente, die Muskelkörperchen oder Sarkoblasten, auf; diese vermehren sich und entwickeln sich zu jungen Muskelfasern (Sarkoblastentheorie). Nach der anderen,

Fig. 102.

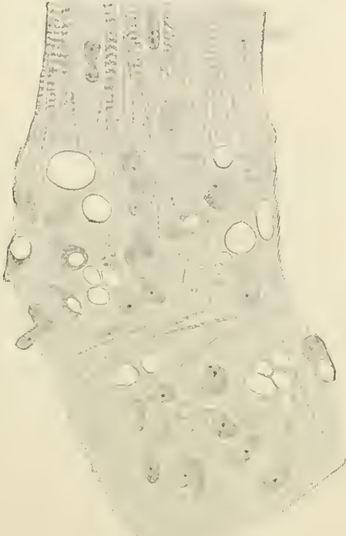


Fig. 103.

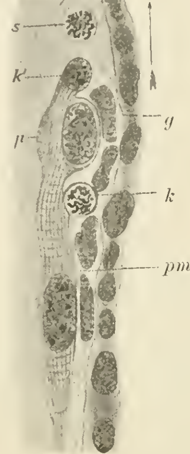


Fig. 102. Degenerationsbild der Muskelfasern im Sagittalschnitt von einem Forellenembryo, 14 Tage nach der Operation. (Nach Nusbaum und Sidoriak, Archiv f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.)

Fig. 103. Siredon pisciformis. Schnitt durch die Schwanzspitze, die im Ei amputiert wurde und 7 Tage bei 18° C regenerierte. *g* Schnittgrenze, das Regenerat liegt nach oben. *pm* äußerste präexistirende Muskelfaser. *k* seitlich heraustretender Muskelkern entsprechend einer Neumann'schen Lateralknospe. *k'* peripher heraustretender Kern (Terminalknospe), von dem sich der in Mitose begriffene Kern *s* als Sarkoblast abgetrennt hat. *p* schwach granuliertes Protoplasma an der Muskelfaser. Vergr. 370 : 1. (Nach Barfurth, Archiv mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.)

hauptsächlich durch Neumann und Nauwerck verfochtenen Lehre wachsen von den angeschnittenen Muskelfasern Knospen oder Sprossen heraus, die proliferierende Kerne enthalten und junge Muskelfasern bilden (Knospentheorie).

Durch die Untersuchungen von mir, Kirby und Volkmann kann nun wohl der Nachweis als erbracht gelten, daß beide Arten der Muskelregeneration vorkommen. Auch haben Nusbaum und Sidoriak gefunden, daß bei Bachforellenembryonen die Vorgänge im wesentlichen den von mir bei Amphibienlarven beobachteten entsprechen.

Nach der Verletzung spielen sich zuerst die degenerativen Erscheinungen in den geschädigten Muskelfasern ab: scholliger Zerfall, Anhäufung von Wanderzellen, Bildung von Riesenzellen; atrophische Kernwucherung, Zerfall der kontraktilen Substanz in Sarkolyten, Verfettung und Atrophie (Nauwerck) der Muskelsubstanz mit Auffaserung (Fig. 101), Bildung von „Muskelzellenschläuchen" (Waldeyer) und von bald absterbenden Sarkoblasten.

Die verschiedenen Regenerationserscheinungen und ihre Beziehung zur Entwickelung der quergestreiften Muskulatur, die in neuester Zeit eingehend von Felix, Morpurgo u. A. studiert wurde, kann man in folgender Weise zusammenfassen:

1) Primäre Entwickelung der Muskelfasern aus einzelnen Zellen der Ursegmente, die den Sarkoblasten (Klebs) gleichwertig sind. Ihr entspricht der erste und einfachste Modus der Regeneration bei ganz jungen Larven: nach mitotischer Vermehrung der Muskelkörperchen treten einzelne (Sarkoblasten) unter knospenähnlichen Bildungen aus dem Verbande der Muskelfaser heraus, rücken vor und bilden junge Muskelfasern (Fig. 102).

2) Postembryonale Entwickelung der Muskelfasern aus Sarkoblasten[1]), durch Längsteilung alter Muskelfasern, sowie durch Längen- und Dickenwachstum der einzelnen Fasern (Felix). Diesem Uebergangsstadium entspricht die Regeneration bei älteren Larven (Amphibien) und bei erwachsenen Tieren (Säuger, Nauwerck): die Neubildung geschieht durch Spaltungsprodukte und Knospen präexistirender Muskelfasern (Neumann, Nauwerck), außerdem aber durch Sarkoblasten, die sich bei diesen Vorgängen frei machen.

3) Postembryonale Neubildung von Muskelfasern nur durch Längsteilung vorhandener Fasern (Felix). Ihr entsprechen die bei der Regeneration älterer Larven und erwachsener Tiere vorkommenden „Spaltungen und Abfurchungen“ (Nauwerck), die, wie in dem vorher besprochenen Stadium, zur Neubildung von Muskelfasern Veranlassung geben. Dieses Stadium unterscheidet sich also von dem vorigen wesentlich dadurch, daß weder bei der physiologischen Neubildung (Felix), noch bei der Regeneration (Nauwerck) eine Bildung von Muskelfasern aus Muskelzellen (Sarkoblasten) vorkommt.

Die Regeneration des peripheren Nervensystems erfolgt im Anschluß an die durch die Operation erzeugten centralen Stümpfe; so werden angeschnittene Spinalganglien und Nervenstränge vom centralen Rest regeneriert (Fig. 104). Die Regeneration von Spinalganglien kann aber weiterhin auch vom regenerierten Rückenmark erfolgen; eine solche Regeneration beobachtete ich bei einer Larve von Rana esculenta am 12. Tage. Sie vollzieht sich nach Harrison entsprechend der ersten Entwickelung folgendermaßen: Zuerst entsteht ein einzelnes Nervenpaar aus Zellen, die im Rückenmark liegen. Ein Teil dieser Zellen schiebt sich auf die Nervenwurzel vor, um ein großes Spinalganglion zu bilden. Nachher wandern einige Zellen noch weiter peripher den neuen Nerven entlang und bilden 1—3 kleine Ganglien als Ersatz für die peripheren, bei der Amputation verloren gegangenen Ganglien.

Die Regeneration der markhaltigen peripheren Nervenstränge erfolgt nach Waller, Bruch, Ranvier, Vanlair, mir, v. Notthaft, Ströbe, Kolster, Howell und Huber u. A. im Anschluß an das centrale Ende, so zwar, daß der Achsencylinder vom alten Stumpf aus wächst. Nach Ansicht anderer Forscher aber (Neumann, v. Büngner, Galeotti und Levi, P. Ziegler, Wieting entsteht die neue Nervenfaser von den proliferierenden Ele-

---

1) Hierzu gehören wohl auch die „spindelförmigen, nicht differenzierten Elemente“, aus denen Morpurgo bei weißen Ratten Neubildung von Muskelfasern beobachtete (1898).

menten der SCHWANN'schen Scheide, nicht durch einfaches Auswachsen des alten Achsencylinders. Eine Vermittelung zwischen diesen beiden Ansichten ist neuerdings durch NEUMANN und WIETING angebahnt. NEUMANN sagt: „Niemand zweifelt wohl zur Zeit daran, daß ein sehr wichtiger Faktor bei der Wiederherstellung der Leitung in einem Nerven, dessen Kontinuität unterbrochen ist, in dem Hervorwachsen junger Fasern aus seinem centralen Stumpf besteht, und es kann nur darüber noch Streit bestehen, in welchem Umfange dieser Vorgang stattfindet. Während die Anhänger der WALLER-RANVIERschen Lehre ein Fortwachsen der jungen Fasern in den peripherischen

Fig. 104.

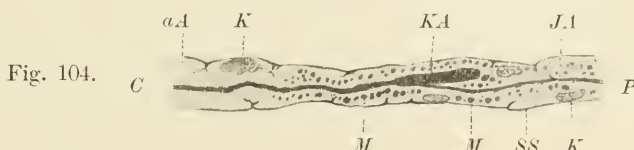


Fig. 104. Nervenfaser in Regeneration aus dem centralen Stumpf des gequetschten Kaninchenohrnerven. 7 Tage nach Anlegung des Kompressoriums. *M* zu Tropfen zerfallenes Myelin. *C* centralwärts, *P* peripherwärts liegender Teil der Faser. *K* vermehrte Kerne der SCHWANN'schen Scheide. *aA* alter Achsencylinder. *KA* dessen kolbig angeschwollenes Ende. *JA* junger Achsencylinder, aus dem alten durch Sprossung entstanden; derselbe zieht innerhalb der alten SCHWANN'schen Scheide peripherwärts. (Nach H. STRÖBE, Beitr. z. path. Anat. und allg. Path., Bd. XIII, 1898.)

degenerierenden Teil hinein bis zu seinen letzten Enden annehmen, so beschränkt sich nach einer anderen Auffassung, die ich zu begründen gesucht habe und welcher von BÜNGNER und WIETING sich später im wesentlichen angeschlossen haben, die centrale Neubildung lediglich darauf, daß die im Nerven bestehende Lücke dadurch überbrückt wird, worauf alsdann in dem degenerierten, peripheren Abschnitt des Nerven die Bildung neuer Fasern autochthon aus dem durch den Degenerationsprozeß geschaffenen protoplasmatischen Material erfolgt" (1899, p. 464).

Auf einen Richtungsreiz (Neurotropismus) beim Auswachsen regenerierender Nervenfasern hat FORSSMANN hingewiesen; die Fasern wachsen in Strohhalmstücke mit zerriebener Hirnsubstanz hinein.

Sehr beachtenswert und vielleicht bisherige Anschauungen umwälzend ist die Mitteilung BETHE's, daß auch periphere Nerven nach Trennung von ihren Ganglienzellen regenerieren.

Zusammenfassung des IV. Abschnittes.

1) Die Gewebe der Wirbeltiere sind regenerationsfähig, manche regenerieren aber nur in frühen Embryonalstadien (Chorda dorsalis der Urodelen, BARFURTH). Die Regeneration ist isogen, d. h. sie geht von den persistierenden Elementen derselben Art aus. Von dieser Regel macht die Urodelenlinse eine bisher nicht genügend erklärte Ausnahme (G. WOLFF u. A.)

2) Bei der zeitigen Aufeinanderfolge der Gewebsregenerationen im Froschlarvenschwanze wird im allgemeinen die primäre Entwickelung wiederholt. Die Gewebe regenerieren in dieser Reihenfolge: 1. Epidermis. 2. Rückenmark. 3. Chorda und skelettogenes Gewebe. 4. Bindegewebe, Cutis, Kapillaren. 5. Quergestreifte Muskulatur. 6. Peripheres Nervensystem (BARFURTH).

3) Die Art der Regeneration ist abhängig vom jeweiligen Entwickelungsstadium und wiederholt im allgemeinen die diesem Stadium entsprechenden normalen Entwickelungsvorgänge (Barfurth).

4) Die regenerativen Kernteilungen verlaufen nach der typischen Karyokinese.

V. Regeneration innerer Organe.

Die Frage der Regenerationsfähigkeit innerer Organe ist neuerdings in den Vordergrund des Interesses getreten, weil sie bei Beurteilung der Weismann'schen Regenerationstheorie von großer Bedeutung ist. Weismann faßt die Fähigkeit der Regeneration nicht auf als eine primäre Eigenschaft des Bion, sondern als eine Anpassungserscheinung, die dort getroffen oder beibehalten wurde, wo sie nötig war im Interesse der Arterhaltung. Ob ein Teil für Regeneration eingerichtet wurde oder nicht, hängt nach Weismann's Ansicht davon ab, ob derselbe von häufigerem Verlust bedroht ist im gewöhnlichen Verlauf des Lebens, sowie davon, ob er eine größere biologische Bedeutung für das Tier hat. Mit dieser Auffassung stimmt es nach Weismann, „daß sich innere der Verstümmelung nicht ausgesetzte Teile auch bei manchen Tieren nicht regenerieren, die für äußere Teile ein hohes Regenerationsvermögen besitzen" (1899, p. 4).

Fig. 105.

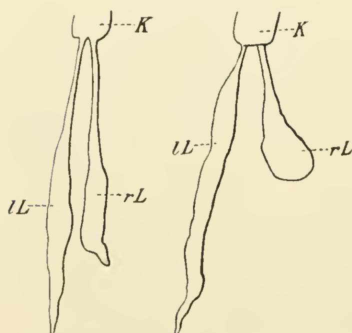


Fig. 105. Lungen von Triton cristatus. Von der rechten Lunge wurde ein Stück abgeschnitten. Nach 10, bezw. 14 Monaten waren diese Lungen nicht regeneriert, sondern endeten in eine gekrümmte Spitze, bezw. einen Blindsack (*rl*). (Nach Weismann [4].)

Was zunächst die Amphibien anbetrifft, so stellte Weismann selber durch Versuche fest, daß halbierte Lungen beim Triton nicht wieder auswuchsen, sondern sich nur schlossen und daß weder Ei- noch Samenleiter sich wieder ergänzten, oder auch nur sich verlängerten, wenn ein Stück aus ihnen herausgeschnitten wurde (Anat. Anz., Bd. XXII).

Diesen Erfahrungen läßt sich noch das ebenfalls negative Ergebnis der Versuche von Maximow über Hodenregeneration bei Fröschen anreihen. „Beim Frosch tritt also, ebenso wie bei den Säugetieren keine Wiederherstellung der verloren gegangenen Teile des Hodens ein" (Maximow, 1899).

Obgleich also positive Beobachtungen über die Regeneration innerer Organe bei Amphibien nicht vorliegen, so ist doch die Regeneration von Gewebsdefekten solcher Organe nachgewiesen. So haben z. B. Stilling und Pfitzner künstliche Defekte in der Magenmuskulatur bei Fröschen zwar stets nur durch Bindegewebe ersetzt gefunden, dagegen bei Triton taeniatus eine vollkommene Regeneration der glatten Muskulatur des Magens und seines Peritonaealüberzuges auf karyokinetischem Wege festgestellt (1886). Für eine, wenn auch beschränkte, Regenerationsfähigkeit innerer Organe bei niederen Wirbeltieren in sehr jungen Individuen sprechen

auch die Beobachtungen von Nusbaum und Sidoriak über die regenerative Neubildung einer After- und Urethral-Mündung bei Bachforellenembryonen, die früher mitgeteilt wurden (p. 77). Bei Reptilien und Vögeln sind Studien über die Wiederherstellung experimentell verletzter innerer Organe noch nicht gemacht worden.

Dagegen liegen über diese Regeneration bei Säugern und beim Menschen zahlreiche positive Angaben vor, die freilich von Nachuntersuchern vielfach bestritten werden.

Ribbert wies die Regeneration der Lymphknoten aus fixen Reticulumzellen und Endothelien nach (1889).

Die Regeneration der Milz wird von Tizzoni, Griffini, Foà, Krebsbach, Laudenbach, Eliasberg und Albrecht behauptet, von Ceresole und anderen Forschern bestritten.

An der Thyreoidea beobachtete Ribbert eine Regeneration funktioneller Bestandteile, indem sich aus den alten Alveolen solide Sprossen bildeten, die zunächst in kleinere Gruppen von Zellen zerfallen; diese bekommen ein Lumen und secernieren Kolloid in dasselbe. Während Bozzi eine erhebliche Neubildung von Schilddrüsengewebe in Reststücken der Schilddrüse beim Menschen und beim Hunde nicht beobachtete, ist das Drüsenepithel transplantierter Schilddrüsen bei Hunden und Katzen nach Enderlen durchaus regenerationsfähig und kann nach 2 Monaten noch Mitosen aufweisen.

Regeneration funktioneller Bestandteile der Magenschleimhaut beobachteten Griffini und Vassale beim Hund. Regenerierte Neubildung Lieberkühn'scher Krypten an einem geheilten tuberkulösen Geschwür wurde im pathologischen Institut in Göttingen (Orth, 1899) gefunden.

Am Pankreas bei Hunden sah Martinotti nach partieller Exstirpation eine isogene Reproduktion pankreatischen Gewebes (1888), während Cipollina niemals echte Regeneration des weggenommenen Drüsengewebes, sondern nur in einigen Fällen einen Versuch zur Sprossung von seiten der Zellen des noch vorhandenen Parenchyms bemerkte. Bei anderen Speicheldrüsen aber (Submaxillaris des Kaninchens) stellten Podwyssozki und Ribbert einen Wiederersatz der Drüsensubstanz von den Epithelien der Ausführungsgänge fest. Diese eignen sich dazu, weil sie weniger differenziert sind als die funktionellen Elemente der Tubuli, die nur einer kompensatorischen Hypertrophie fähig sind.

Die vielbesprochene „Rekreation“ der Leber (Ponfick), bei welcher bis zu $^{3}/_{4}$ der Gesamtmasse wieder ersetzt werden kann (Tizzoni, Griffini, Ponfick, Podwyssozki, v. Meister u. A.), kommt nach Ponfick durch eine riesige Hypertrophie zu stande. Er fand mitotische Vermehrung der Leberzellen, Neubildung von Kapillaren und Gefäßen und Wucherungen am Epithel der gröberen Gallengänge. Entsprechende regeneratorische Erscheinungen sahen Orth und Heile an der menschlichen Leber.

Im Respirationsapparat ist die regenerative Kraft jedenfalls sehr geringfügig. Daß das Lungengewebe bei Tritonen nicht regeneriert (Weismann), wurde schon erwähnt. Petrone dagegen beschreibt Regenerationserscheinungen an der Lunge beim Menschen und beim Meerschweinchen, die in Neubildung von Bindegewebe und von Epithelkanälchen embryonaler Art bestanden (1884, p. 202, 204).

Nach Verletzung des Herzmuskels bei Ratten sah Martinotti (1898), daß der Substanzverlust zum größten Teil durch Bindegewebe gedeckt wurde, indessen fand auch eine geringe Regeneration der angrenzenden Muskelfasern statt. Nach E. Ziegler dagegen entwickeln sich in Herznarben keine neuen Muskelzellen (1900).

An den Organen des Harn-Geschlechts-Systems sind ebenfalls zahlreiche Untersuchungen über Regeneration mit meist einander widersprechenden Ergebnissen ausgeführt worden.

Ribbert und Peipers fanden Regenerationserscheinungen nach Verletzungen der Niere in der Rinde und im Mark; sie gingen aber in erster Linie aus von den weniger differenzierten geraden Harnkanälchen, also von den Epithelien der ausführenden Gänge, wie bei den Speicheldrüsen (1895).

Nach Podwyssozki ist dagegen die Regeneration der Niere unvollkommener als die der anderen Drüsen, und eine Regeneration ganzer Harnkanälchen kommt so wenig vor, wie die von Glomerulis (1887). Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangte del Vecchio (1899).

Bei Versuchen über kompensatorische Hypertrophie der Nebennieren bei jungen Kaninchen sah Stilling, daß zurückgebliebene Reste von Nebennieren sich im Laufe der Zeit zur Größe eines normalen Organs regenerierten.

Während Griffini (1880) bei Fröschen und dann Felice bei Meerschweinchen eine Regeneration drüsiger Bestandteile des Hodens beobachtet hatten, stellte Maximow (1899) in eingehender Untersuchung fest, daß weder bei Fröschen noch bei Säugetieren eine Neubildung von Hodenkanälchen eintritt. Ebensowenig besitzt der Nebenhoden Regenerationsfähigkeit (Fabbrini, 1899).

Auch im Eierstock fand Maximow (1900), entgegen der Angabe von Lothrop (1890), keine echte Regeneration. Das Keimepithel bedeckt zwar die Wundfläche und zeigt dabei mitotische Vermehrung, aber eine Neubildung von Follikeln findet nicht statt. Dies ist um so auffallender, als nach Paladino auch bei erwachsenen Tieren eine beständige physiologische Neubildung von Follikeln erfolgt und nach Pugnat (1900), der an demselben Versuchstier (Kaninchen) experimentierte wie Maximow, eine reichliche Produktion junger Eier aus dem neuen Keimepithel erfolgt.

Dagegen ist bekannt, daß die Uterusschleimhaut nach der Menstruation, nach der Geburt und nach operativen Verletzungen (Abrasino) einer energischen Regeneration fähig ist (Leopold, Friedländer, Bizzozero u. A.) Während nur Duval für die Regeneration des Uternsepithels Bindegewebszellen in Anspruch nimmt, sind alle anderen neueren Untersucher (Strahl, Kiersnowski, Rathcke, L. Aschoff, Graf Spee u. A.) für die isogene Regeneration aus restierenden Elementen des Uterusepithels oder der Drüsen eingetreten.

Endlich ist auch das Epithel seröser Häute ohne Zweifel regenerationsfähig, wenn auch über die Art der Regeneration noch gestritten wird. Während z. B. Marchand einen Teil der Epithelzellen des Peritonaeums sich bei der Wucherung in Deckzellen, einen anderen in fibrilläres Gewebe umwandeln sah, fanden Hinsberg, ein Schüler Ribbert's, und Herxheimer, der in Orth's Institut arbeitete, nirgends einen Uebergang von Epithel zum Bindegewebe.

Diese kurze Uebersicht lehrt trotz der vielfachen Widersprüche in den Ergebnissen der Forscher, daß bei vielen inneren Organen der Säuger wenigstens die Fähigkeit eines Ersatzes specifischer Organteile besteht, wenn auch die Regeneration hier überall auffallend weniger leistet als bei äußeren Organen und über eine Gewebsregeneration kaum hinauskommt. Weismann sieht deshalb in diesen Vorgängen nur eine Hypertrophie des zurückgebliebenen Teiles, aber keine Regeneration im morphologischen Sinn, wie sie sich bei der Neubildung eines Tritonbeines äußert. Indessen scheinen mir der Wiedersatz von Speicheldrüsensubstanz von den Epithelien der Ausführungsgänge aus (Podwyssozki und Ribbert), die von Ponfick beschriebenen Wucherungen am Epithel der gröberen Gallengänge und die von Orth und Heile an einer menschlichen Leber mit traumatischer Ruptur beobachtete Wucherung an den Gallengangsepithelien dafür zu sprechen, daß ein Regenerationsvermögen im Prinzip vorhanden ist, wenn auch seine Leistung sehr geringfügig bleibt.

Mir bleibt es deshalb zweifelhaft, ob das Verhalten innerer Organe eine Stütze bildet für Weismann's Ansicht, daß Regeneration keine primäre Eigenschaft des Bion, sondern eine Anpassungserscheinung ist. Wenn man auch ohne weiteres Weismann darin zustimmen kann, daß bei den Regenerationen Anpassung und Steigerung durch Selektion vorkommt, so konnten die Verschiedenheiten der regenerativen Kraft bei den einzelnen Tierklassen und Organen auch so zu stande kommen, daß eine ursprünglich allgemeine Potenz der Organismen vielfach der Rückbildung unterlag oder verloren ging, in anderen Fällen aber als nützliche Eigentümlichkeit durch Selektion gesteigert wurde. Demnach stimme ich lieber dem folgenden Satz Weismann's zu: Es kann die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Tierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in Bezug auf bestimmte biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch speciell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte (1892, p. 168). Ich bin also der Ansicht von Roux, daß nur solche niedere Organismen erhalten bleiben konnten, welche die Fähigkeit der Regeneration besaßen (W. Roux, 2, p. 981).

Zusammenfassung des V. Abschnittes.

1) Die Angaben über Regeneration innerer Organe sind sehr widerspruchsvoll. Für eine solche Regeneration sprechen folgende Beobachtungen.

2) Bei Triton ist durch Stilling und Pfitzner eine vollkommene Regeneration der glatten Muskulatur des Magens und seines Peritonäalüberzuges festgestellt worden.

3) Bei einigen inneren Organen der Säuger ist wenigstens die Fähigkeit der Regeneration vorhanden, wenn auch die Regenerate quantitativ unbedeutend sind. Gewebsregeneration kommt in fast allen inneren Organen vor.

VI. Beeinflussung der Regeneration durch Organsysteme des Körpers.

Erst in der neuesten Zeit hat man den Korrelationen zwischen dem Regenerationsbezirk und den anderen Teilen des Organismus einige Aufmerksamkeit zugewandt. So hebt E. Ziegler (1892) bei einer Untersuchung über die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen hervor, daß nach Anlage einer Wunde oder Excision nicht nur an den allernächst gelegenen Stellen, sondern auch an entfernter gelegenen sich Wucherungen einstellen, z. B. in der Haut und in der Leber; es kommt also nicht nur zu einer örtlichen regenerativen Wucherung, sondern auch zu einer kompensatorischen Hypertrophie benachbarter Gebiete. Die wesentlichsten Ursachen dafür sieht Ziegler in der Wegnahme von Wachstumshindernissen (Herstellung einer Unterbrechungsfläche, W. Roux) und in Aenderungen der chemischen Beschaffenheit der Gewebsflüssigkeit.

Hier liegt besonders die Frage nahe, ob nicht das Nervensystem, welches für die Unterhaltungsfunktionen (Roux) erwachsener Individuen bei der Thätigkeit der Muskeln, Drüsen und Sinnesorgane eine so große Rolle spielt, auch bei den Entwickelungsfunktionen (Roux) embryonaler Individuen und bei der Regeneration einen Einfluß ausübt.

Daß schon in der Entwickelungsperiode eine ihrem Wesen nach sehr dunkle Wechselwirkung zwischen Nervensystem und anderen Organen bestehen kann, beweist z. B. die Thatsache, daß die Nebenniere nur bei normalem Wachstum des Gehirnes sich normal ausbildet (Weigert, Zander, Hansemann u. A.). So hat ferner Tschernyschew bei 3 Monstra, deren obere oder untere Extremitäten fehlten, Verminderung der grauen und weißen Substanz im Rückenmark festgestellt. Sehr merkwürdige Korrelationen in der Entwickelung des Froschauges beobachtete sodann H. Spemann. Nach cirkumskripter Zerstörung des Keimbezirkes für den einen Augenbecher in der Medullarplatte, die eine rudimentäre Ausbildung des Augenbechers zur Folge hatte, blieb die Bildung der Linse und der Cornea aus, solange der Augenbecher die Epidermis nicht berührte, trat aber nachträglich ein, wenn die Berührung stattfand.

Wenn man nun aus den Korrelationen zwischen Gehirn und Nebenniere und ähnlichen Beobachtungen mit G. Tornier schließen wollte, daß Nervensystem und Endorgane überhaupt funktionell, nutritiv und morphogenetisch zusammenhängen, so zeigten bald die Versuche von J. Loeb und A. Schaper, daß eine solche allgemeine Entwickelungskorrelation nicht besteht. Loeb hatte Amblystomalarven vor der Metamorphose das Rückenmark dicht hinter dem Halsmark durchschnitten und beobachtet, daß trotz eingetretener Lähmung des hinteren Körperendes die Metamorphose so stattfand, als ob das Tier unverletzt gewesen wäre. Damit ist zwar, wie G. Wolff hervorhebt, nur bewiesen, daß die Entwickelungsvorgänge der vor und hinter der Durchschneidungsstelle liegenden Körperteile in keiner Abhängigkeit voneinander sich vollziehen, die durch das Centralnervensystem vermittelt wird; aber es ist doch bewiesen, daß Ausschaltung des Gehirnes die Regeneration nicht beeinträchtigt.

Weitere Versuche stellte A. Schaper an den Larven von Rana esculenta an. Er schnitt ihnen das ganze Gehirn und die Sinnesanlagen

des Kopfes weg und fand, daß die Larven trotzdem weiterwuchsen. SCHAPER's Schlußfolgerung, daß also in diesen Fällen die Entwickelung nicht unter Kontrolle durch das Centralnervensystem stattfand, ist von E. NEUMANN, C. HERBST und G. WOLFF aus verschiedenen Gründen als unzutreffend kritisiert worden. Unangefochten kann nur die Schlußfolgerung bleiben, daß auch hier das Gehirn fehlen kann, ohne daß die Entwickelung aufhört.

Auch aus den bekannten Verwachsungsversuchen von BORN, HARRISON und MORGAN ergiebt sich, daß die Integrität des Centralnervensystems für die Verwachsung und Entwickelung der transplantierten Teile nicht nötig ist, daß also diesen Teilen ein hohes Maß von Selbstdifferenzierungsfähigkeit innewohnt.

Die Beziehung des Centralnervensystems zur Entwickelung und andere Korrelationen hat C. HERBST als „innere formative Reize“ in einer eingehenden Studie zusammengestellt und kritisch beleuchtet.

Fig. 106a.

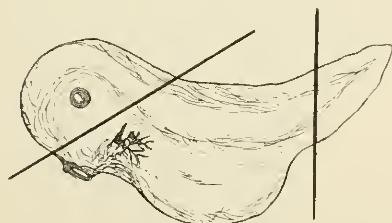


Fig. 106b.

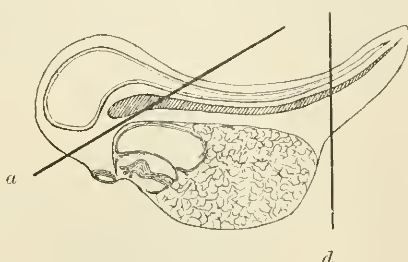


Fig. 106a. Schematische Darstellung einer 5 mm langen Larve von Rana fusca. Die Striche bezeichnen die Operationsschnitte.

Fig. 106b. Schematischer Medianschnitt einer solchen Larve. Nach Amputation des ganzen Gehirnes durch den Schnitt *ab* wurde die durch den Schnitt *cd* abgeschnittene Schwanzspitze trotzdem regeneriert. Skizzen von R. RUBIN.

Wenn also für die normalen Entwickelungsvorgänge früher Stadien ein regulierender und trophischer Einfluß des Nervensystems in einigen Fällen nachgewiesen, in anderen zweifelhaft oder ausgeschlossen ist, so kann man noch die Frage aufwerfen, wie sich das Nervensystem bei der Regeneration verhält.

Fig. 106c.

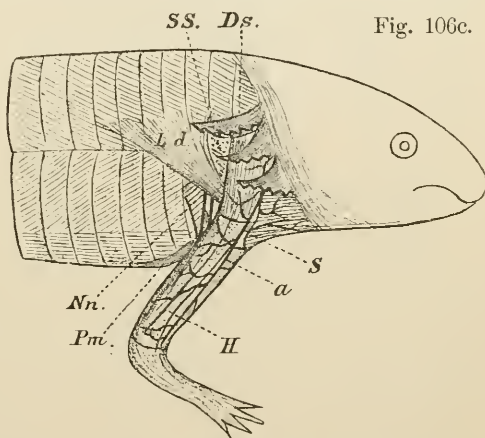


Fig. 106c. Schematische Darstellung des Nervenverlaufes in der Achselhöhle (nach WIEDERSHEIM). *a* Hauptarterie der vorderen Extremität. *Ds* M. dorsalis scapulae. *L.d* M. latissimus dorsi. *SS* Suprascapula. *Nn* Plexus brachialis. *S* Scapula. *H* Humerus. *Pm* M. pectoralis major. (Nach R. RUBIN, Archiv Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.)

Eine experimentelle Lösung dieser Frage habe ich im Jahre 1897 — gleichzeitig mit G. WOLFF — begonnen und neuerdings einem

meiner Schüler, Richard Rubin, zur Fortführung zugewiesen. Ich hatte zunächst bei erwachsenen Axolotln mit einer Lochzange 2 cm oberhalb der Schwanzspitze ein kreisförmiges Stück des Achsenteiles, welches Rückenmark, Wirbelsäule mit Chordarest und Muskulatur enthielt, exstirpiert und außerdem die Schwanzspitze in Länge von 1 cm abgeschnitten. Das Ergebnis war, daß die Schwanzspitze sich zu regenerieren begann, ehe noch durch Regeneration das Loch geschlossen und die Verbindung des Rückenmarkes wieder hergestellt war. Wenn auch bei diesen Versuchen eingewandt werden kann, daß das abgeschnittene periphere Stück des Rückenmarkes lebendig bleibt und die Regenerationsvorgänge beeinflussen kann, oder auch, daß durch Nervenanastomosen das centrale Nervensystem noch eine Einwirkung ausüben kann, so lehren diese Experimente doch so viel mit Sicherheit, daß der Zusammenhang mit dem Centralnervensystem unterbrochen sein und peripher von der Unterbrechungsstelle doch Regeneration erfolgen kann.

Ich habe dann diese Versuche im Mai desselben Jahres (1897) an Larven von Rana fusca fortgesetzt, indem ich Rückenmark und Chorda dorsalis an zwei Stellen hintereinander mit einer glühenden Nadel durchtrennte und die Schwanzspitze abschnitt. Diese Versuche sollten größere Sicherheit geben, daß die Nervenanastomosen die Reinheit des Versuches nicht störten. Auch hier erfolgte die Regeneration der Schwanzspitze trotz Kontinuitätstrennung des Rückenmarkes, so daß auch diese Versuche jedenfalls die Unabhängigkeit der Regeneration von der Kontinuität des Centralnervensystems beweisen.



Fig. 107. Axolotl, 9 Tage nach Excision des Plexus brachialis links. (Vgl. Fig 106c.) Die Finger waren an der Basis der 1. Phalanx abgeschnitten, ihre Regeneration hat beiderseits mit Bildung heller Kegel begonnen (a und b). Nach 21 Tagen zeigen die regenerierten Finger das Bild von a' und b'.

Bei diesen Versuchen entstand öfter in früher (p. 60) beschriebener Weise durch Regeneration Cauda bifida.

Versuche von R. Rubin an Froschlarven hatten ein entsprechendes Ergebnis. Rubin schnitt ganz jungen, der Gallerthülle entnommenen Larven von Rana fusca ein fronto-dorsales Kopfsegment weg, welches das ganze Hirn bis auf einen kleinen Rest der Medulla oblongata, die Augenanlagen und die Riechgrübchen enthielt; dann wurde diesen Larven die Schwanzspitze in Länge von ca. 1 mm amputiert. Die so operierten enthirnten Larven (Fig. 106a, 106b) regenerierten die Schwanzspitze gerade so gut und so schnell wie normale Kontrolltiere. Eine irgendwie erhebliche Regeneration des Gehirnes war während der Versuchszeit (8—11 Tage) nicht eingetreten. Diese Experimente wurden von Rubin im April dieses Jahres (1901) mit demselben Erfolge wiederholt. Es war damit bewiesen, daß das Gehirn entfernt werden kann, ohne daß die Regeneration aussetzt.

In einer zweiten Versuchsreihe resezierte Rubin auf meine Veranlassung sämmtliche eine Extremität versorgende periphere Nerven (Fig. 106) und amputierte an derselben Extremität die Zehen (Finger), die Metatarsalia (Metacarpalia) oder den ganzen Fuß (Hand), um die Regenerationsfähigkeit dieser Teile nach vollständiger Ausschaltung des nervösen Einflusses vom Centralorgan und

Fig. 108a.



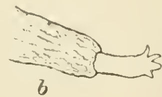


Fig. 108b.





Fig. 108a und 108b. Junger, albinotischer Axolotl nach Excision des Plexus brachialis links am 12. Juni. An demselben Tage wurden die vorderen Extremitäten zwischen mittlerem und unterem Drittel des Oberarmes amputiert. Das Ergebnis der Regeneration beider Extremitäten am 8. August (108a) und am 26. August (108b) zeigen die Figuren.

von den Spinalganglien zu untersuchen. Am besten eignet sich hierzu die vordere Extremität, an der leicht die Resektion des ganzen Nervenbündels in der flachen Achselgrube auszuführen ist. Dieses Nervenbündel (Plexus brachialis, Wiedersheim) liefert die Homologa sämtlicher Nerven, welche die Beuge- und Streckseite der Extremität beim Menschen versorgen, also N. medianus, N. musculo-cutaneus, N. ulnaris und N. radialis.

Nach Excision eines etwa 5 mm langen Nervenstückes ist deshalb Motilität und Sensibilität an der ganzen vorderen Extremität aufgehoben, was durch Versuche leicht zu beweisen ist. Nach der Operation wird die gelähmte Extremität derartig nachgeschleppt, daß der Arm nach hinten gewandt ist und die Dorsalseite der Hand auf dem Boden des Gefäßes ruht; infolge der Gliedmaßenlähmung links tritt eine leichte linksseitige Skoliose der Wirbelsäule ein. Sehr merkwürdig ist nun, daß die Regeneration, etwa der abgeschnittenen Finger, an der gelähmten und empfindungslosen Extremität gerade so schnell einsetzt wie an der nicht operierten Seite, so daß man schon am 5. Tage beiderseits die neugebildeten pigmentlosen Regenerationskegel wahrnehmen kann. Später aber bleibt die

Regeneration an der gelähmten Seite zurück, die Muskulatur wird atrophisch, und das Regenerat erhält Pigment, während die normale Hand ihre regenerierten Fingerspitzen längere Zeit pigmentfrei hält.

Nach Amputation eines größeren Teiles der Extremität, dessen Regeneration längere Zeit erfordert, wurde die Excision der etwa re-

Fig. 109a.

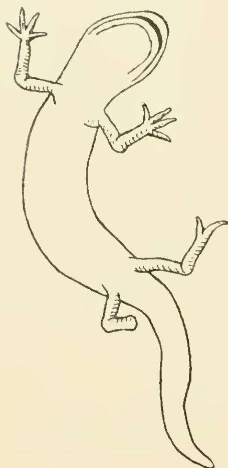


Fig. 109b.

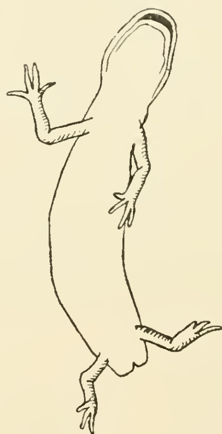


Fig. 109c.

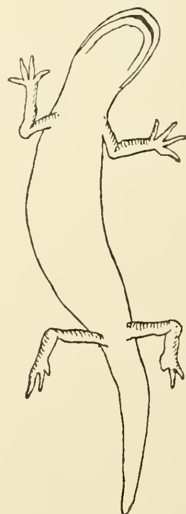


Fig. 109a—c. Triton cristatus mit defekter Regeneration der hinteren Extremitäten. Bei allen Tieren wurde die Wirbelsäule mit Rückenmark und Spinalganglien im Bereich des Plexus cruralis am 26. Juli excidiert, als die früher amputierten beiden hinteren Extremitäten sich bis zum Schaufelstadium regeneriert hatten. (Nur an dem Exemplar Fig. 109c wurden die Hinterfüße erst am 1. September abgeschnitten.) Infolge Unterbrechung der nervösen Verbindungen standen die Regenerationsvorgänge mehrere Wochen vollkommen still, kamen aber wieder in Gang, als nervöse Verbindungen sich wieder gebildet hatten. Alle Extremitäten blieben aber hochgradig paretisch, die Sensibilität war bei allen herabgesetzt und die Regenerate zeigten die Defekte, wie sie die Figuren veranschaulichen. (Nach G. Wolff, Virchow's Archiv, Bd. CLXIX, 1902.)

generierten Aeste des Plexus brachialis wiederholt und danach eine sehr unvollkommene Regeneration beobachtet (Fig. 108a und b).

Dasselbe Problem hat G. Wolff durch Experimente an Triton cristatus zu lösen versucht.

Um das Rückenmark mit den Spinalganglien bei der Regeneration der (hinteren) Extremität auszuschalten, schnitt er das betreffende Stück der Wirbelsäule in toto heraus. Die Versuche unterschieden sich aber von denen Rubin's dadurch, daß diese Operation nicht an den gleichzeitig, sondern früher eines Teils der Extremität beraubten Tieren vorgenommen wurde. G. Wolff amputierte also einer Anzahl von Tieren den Fuß, wartete das Regenerationsstadium ab, in welchem der keulenförmige Regenerationskegel die Form einer Schaufel mit hervorwachsenden Fingern angenommen hatte und exstirpierte dann das entsprechende Wirbelsäulenstück. So konnte zwar nicht entschieden werden, ob der Regenerationsprozeß ohne nervöse Ein-

flüsse eingeleitet werde, wohl aber, ob der bereits eingeleitete Regenerationsprozeß nach Ausschaltung des Centralnervensystems und der Spinalganglien weitergeführt wird. Letztere Frage konnte verneint werden.

Wie bei den Versuchen von Rubin stellten sich in einer Anzahl von Fällen bei G. Wolff's Versuchen nach langem Stillstand der Regeneration späterhin wieder Regenerationserscheinungen ein, weil eine Innervation durch Regeneration von Nerven wahrscheinlich auf Umwegen wieder hergestellt war. Hierbei beobachtete G. Wolff interessante Mißbildungen, die sich vor allem durch eine weitere Reduktion der Zehenzahl kundgab. Während nämlich schon das normale Regenerat des Hinterfußes bei Triton auffallenderweise nur 4 (statt der normalen 5!) Zehen hat, wurde an den oben erwähnten Tieren in mehreren Fällen nur 2 oder 3 Zehen regeneriert (Fig. 109a—c).

G. Wolff hat dann noch die Frage erörtert, ob man die eingetretenen Defektbildungen etwa lediglich auf die Unbeweglichkeit der gelähmten Extremitäten, also nicht auf den Ausfall nervöser, sondern lediglich funktioneller Reize zurückführen könne. Während ich mit R. Rubin diese Frage unentschieden ließ, ist es nach G. Wolff lediglich der Ausfall der Innervation, welcher die Hemmungsbildungen hervorbrachte, da er in einigen Fällen eine vollständig gelähmte Extremität sich normal regenerieren sah. G. Wolff zieht demnach aus seinen Untersuchungsergebnissen den Schluß, daß das Nervensystem eine morphogenetische Funktion hat.

Ein ähnliches Ergebnis hatten Versuche von Todd nach dem Bericht von Carnot: „La salamandre régénère ses pattes, mais Todd prétend, que si on sectionne les nerfs du moignon, l'on peut empêcher la régénération de s'effectuer".

Es läßt sich nicht leugnen, daß hierzu die Ergebnisse über Gewebsregeneration ohne Nerveneinfluß in einem gewissen Gegensatz stehen, der nicht dadurch beseitigt wird, daß man den Wert solcher Beobachtungen herabzusetzen sucht. Bei der Muskelregeneration nach Nervendurchschneidung beobachtete E. Neumann zwar eine bedeutende Hemmung des Regenerationsprozesses, aber die Endigungen der Muskelfasern in der Narbe boten nichts von der Regeneration bei erhaltenem Nerveneinfluß Abweichendes dar, und Kirby fand sogar, daß Nervendurchschneidung die Muskelregeneration in keiner Weise behindert. Die Regeneration frakturierter Knochen bei gleichzeitiger Nervendurchschneidung verläuft nach Experimenten von Ollier, Kusmin, Muscatello und Damascelli, Kapsammer u. A. in normaler Weise. Ebenso ergab sich aus den Versuchen von Samuel und Rubin, daß trotz der Hypoplasie des Regenerates die Gewebsregeneration, wenn auch verlangsamt, vor sich ging. Der Grund liegt wohl in dem Eigenleben (vita propria) der Gewebe, welches durch zahlreiche Erfahrungen bei der Transplantation bewiesen ist und welches nach Angaben von Bethe sogar den peripheren Nerven nach Trennung von ihren Ganglienzellen innewohnt.

Bei Wirbellosen sind ebenfalls entsprechende Versuche angestellt worden. Herbst wies den formativen Einfluß von Teilen des Centralnervensystems auf die Regeneration von Körperanhängen bei den Crustaceen nach, indem er zeigte, daß an Stelle total mit dem Stiel exstirpierter Augen nie wieder Augen, sondern — sofern überhaupt Re-

generation eintritt — stets antennen-ähnliche Organe wiedererzeugt werden.

Hierher gehört auch, wie H. Driesch bemerkt, die Beobachtung von H. D. King (1900), daß der ventrale Teil des Armes, in dem der Armnerv verläuft, den dorsalen Teil neu zu bilden vermag, aber nicht umgekehrt. Ferner der Befund von R. Monti, nach welchem Teile von Polycladen, welche eines der Ganglien des Kopfes besaßen, sich schneller regenerierten als andere, und die von Przibram experimentell ermittelte Thatsache, daß bei Crinoiden der Kelch, welcher das Nervensystem besitzt, wohl die Scheibe, aber nicht die Scheibe den Kelch regenerieren kann, obwohl die Scheibe regenerative Potenzen überhaupt besitzt und z. B. die Afterpapille wiederherzustellen vermag.

Andererseits ermittelte Carrière durch seine Regenerationsversuche an Schnecken, daß nach Amputation eines Fühlers, der das Auge und das Fühlerganglion enthält, trotzdem das Auge regeneriert wird.

Nach dieser Uebersicht bin ich mit Driesch der Meinung, daß das Problem der Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem zur Zeit im ganzen noch nicht spruchreif ist.

Ueber eine andere Korrelation besteht dagegen kein Zweifel, nämlich über die den Jägern seit langem bekannte merkwürdige Beziehung zwischen den Geschlechtsdrüsen (Hoden, Eierstock) der hirschartigen Tiere und der periodischen Regeneration des Geweihes derselben, die Forstmeister A. Rörig eingehend erörtert hat (1899). Totale Kastration eines jugendlichen Individuums, das noch keine Stirnbeinzapfen entwickelt hat, bewirkt, daß weder Stirnbeinzapfen, noch Geweih jemals entwickelt werden. Totale Kastration zur Zeit der Reife des Geweihes hat vorzeitigen Abwurf des Geweihes zur Folge. Weibliche Individuen mit atrophischen Ovarien und hermaphroditische Individuen entwickeln in der Regel Geweihe. Einseitige Erkrankung der Ovarien kann zur Bildung einstangiger Geweihe auf der entgegengesetzten Seite (transversale Korrelation), beiderseitige Erkrankung zur Erzeugung eines vollständigen Geweihes führen. Umgekehrt hat aber das Abschneiden der Geweihstangen auf die Zeugungsfähigkeit und Gesundheit des Tieres keinen Einfluß.

Auf eine weitere Correlation bei regenerativen Vorgängen hat Morgan aufmerksam gemacht. Das Schwanzende von Froschlarven

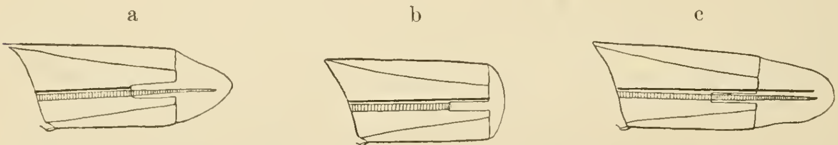


Fig. 110a—c. Schematische Darstellung der Regeneration des Froschlarvenschwanzes nach Abtragung der Chorda dorsalis und des Medullarrohres. (Nach T. H. Morgan). Die Schwanzspitze regeneriert sich erst, nachdem der Stützapparat (Chorda dorsalis) regeneriert ist.

wird nur regeneriert, wenn die Chorda dorsalis bis zur Schnittfläche reicht. Beim Fehlen der Chorda ist das an der Schnittfläche vorhandene Medullarrohr für Regeneration des Schwanzendes nicht ausreichend. In denjenigen Fällen, in welchen zunächst keine Chorda vorhanden ist, kann sie sich regenerieren; hat sie dann die Schnitt-

fläche erreicht, so kann sich ein neuer Schwanz regenerieren (Fig. 110a und c).

Bei diesen Versuchen rundet sich das Schwanzende durch Regeneration der Haut und des Bindegewebes ab (Fig. 110b), aber es fehlt das Achsenstück des Schwanzes, nämlich außer dem exstirpierten Notochord und Medullarrohr die nicht regenerierte quergestreifte Muskulatur.

Wird die Schwanzspitze einfach abgeschnitten, so wächst bei der nachfolgenden normalen Regeneration, wie ich früher gezeigt habe, zuerst das Rückenmark schneller als die Chorda, später aber überholt die Chorda dorsalis das Rückenmark. Bei den MORGAN'schen Versuchen wird die Chorda zuerst regeneriert; man kann vermuten, daß sie hierbei bevorzugt ist, weil sie den Stützapparat darstellt.

Da hier die Wichtigkeit des Stützapparates für die Regeneration deutlich hervortritt, so ist bei Beurteilung der Versuche von G. WOLFF dieser Umstand vielleicht noch in Rechnung zu ziehen, wenn auch die Versuchsbedingungen sonst verschieden sind.

Zum Schluß sei noch kurz der merkwürdigen Korrelation gedacht, die zwischen benachbarten Organen und dem Regenerat durch den Einfluß der Funktion hergestellt wird und sich bei Bildung der Form und der Struktur des Regenerates als funktionelle Anpas-

Fig. 111a.



Fig. 111b.



Fig. 111a. Zeigt den Ersatz des Metacarpus III infolge von Spina ventosa mittelst freier Autoplastik durch ein entsprechendes Stück der Ulna im Röntgenbild nach 17 Tagen.

Fig. 111b. Zeigt dieselbe Hand nach $2^1/_2$ Jahren. Der Ersatzknochen des Metacarpus III hat sich durch den Gebrauch umgeformt und sieht jetzt dem ersetzten Knochen täuschend ähnlich. (Nach W. MÜLLER und C. TIMANN, Beitr. z. klin. Chirurgie, Bd. XXXVI, Tübingen 1902.)

sung (W. ROUX) bemerkbar macht. Ich nehme als Beispiel die von den Chirurgen ausgeübte Behandlung der Spina ventosa mittelst freier Autoplastik, nach welcher das implantierte Knochenstück einer voll-

ständigen Umformung durch die Funktion unterliegt. Die Spina ventosa. d. h. die spindelförmige Auftreibung der Metacarpalia und Metatarsalia infolge von Osteomyelitis, wird neuerdings mittels freier Autoplastik (W. Müller) in der Weise behandelt, daß die erkrankte Diaphyse des Knochens entfernt und durch ein entsprechendes Knochenstück aus dem unteren Ende der Ulna ersetzt wird. Ein solches transplantiertes Knochenstück sieht man im Metacarpus III einer linken Hand in Fig. 111a (Röntgenbild); das in Fig. 111b nach 2½ Jahren aufgenommene Röntgenbild zeigt, daß der ersetzte Metacarpus, der ausgesprochene Bisquitform hat, normale Länge besitzt und fest mit den Epiphysen vereinigt ist. Die Beobachtung lehrt, daß sich im Laufe des Gebrauches der Ersatzknochen immer mehr umformt und nach 3—5 Monaten eine Form annimmt, die dem ersetzten Knochen täuschend ähnlich wird (C. Timann).

Da hier nicht der Ort ist, die ganze Frage der funktionellen Anpassung zu erörtern, so sei auf W. Roux's gesammelte Abhandlungen, die Versuche von Barfurth, O. Levy, die Arbeiten von Fuld, Gebhardt und Schradieck und die Diskussion des Problems bei H. Driesch (15, 17) verwiesen.

Zusammenfassung des VI. Abschnittes.

1. Zwischen dem Nervensystem und der Regeneration bestehen folgende Beziehungen:

a) Kontinuitätstrennung des Rückenmarkes hindert bei Amphibien die Regeneration des peripher von der Unterbrechungsstelle gelegenen Schwanzendes nicht (Barfurth).

b) Nach Wegnahme des ganzen Gehirns regeneriert das abgeschnittene Schwanzende sehr junger Larven gerade so schnell und umfangreich, wie bei normalen Larven (R. Rubin).

c) Die Regeneration von Vordergliedmaßenteilen setzt nach Excision des Plexus brachialis bei Urodelen (Axolotl) rechtzeitig ein, verläuft aber dann sehr langsam und liefert ein nach Form und Größe verkümmertes Regenerat (R. Rubin); dies ist eine Parallele zu der Beobachtung von Samuel, daß nach Durchschneidung des Plexus axillaris bei Vögeln die Federregeneration zwar rechtzeitig beginnt, aber dann langsam und hypoplastisch verläuft.

d) Die Beeinträchtigung der Regeneration ist nicht durch die fehlende Funktion, also durch bloße Lähmung, verursacht, sondern durch eine isolierte funktionelle Schädigung der morphogenetischen Leistung des Nervensystems (G. Wolff).

e) Ausschaltung der nervösen Leitung hebt die Regeneration der Gewebe nicht auf (E. Neumann, Kirby, Ollier, Kusmin, Muscatello und Damascelli, Kapsammer, Rubin); es ist das ein Beweis für eine vita propria der Gewebe.

2. Zwischen den Geschlechtsdrüsen (Hoden, Eierstock) der hirschartigen Tiere und der periodischen Regeneration des Geweihes derselben besteht eine merkwürdige Beziehung (Rörig).

a) Totale Kastration eines jugendlichen Individuums hat zur Folge, daß weder Stirnbeinzapfen noch Geweih jemals gebildet werden.

b) Weibliche Individuen mit atrophischen Ovarien und hermaphroditische Individuen entwickeln in der Regel Geweihe.

c) Verletzungen und Erkrankungen eines Testikels oder Ovariums

können ihren Einfluß auf die Stangenbildung derselben oder auch der entgegengesetzten Seite äußern.

d) Umgekehrt hat das Abschneiden der Geweihstangen auf die Zeugungsfähigkeit keinen Einfluß.

3. Der embryonale Stützapparat (Chorda dorsalis) beeinflußt die Regeneration des Froschlarvenschwanzes in der Weise, daß beim Fehlen der Chorda das an der Schnittfläche vorhandene Medullarrohr für die Regeneration des Schwanzendes nicht ausreicht. Erst wenn die Chorda sich bis zur Schnittfläche regeneriert hat, kann sich ein neuer Schwanz regenerieren (T. H. Morgan).

4. Form und Struktur des Regenerates können einer „funktionellen Anpassung" (W. Roux) unterliegen.

VII. Erscheinungen, die der Regeneration verwandt sind.

Erscheinungen dieser Art sind die kompensatorische Hypertrophie, die Metaplasie u. a., die gewöhnlich von der pathologischen Anatomie behandelt werden, die aber hier nicht ganz übergangen werden können, weil sie vielfach gerade bei embryonalen und jugendlichen Individuen untersucht worden sind und eine theoretische Bedeutung haben.

a) Kompensatorische Hypertrophie.

Ribbert und seine Schüler haben durch wertvolle Versuche eine kompensatorische Hypertrophie der Ovarien (Pasewaldt), der Testikel (Hackenbruch, Ribbert, 1895), der Speicheldrüsen (Krahé) und der Mammae (Trostorff, Ribbert, 1895) nach Exstirpation der betreffenden Organe an einer Seite, bezw. von 4 Mammae der 6 vorhandenen beim Kaninchen nachgewiesen. Da die Ovarien, Testikel und Mammae der Versuchstiere noch nicht funktionierten, so kann es sich, wie Roux bemerkt, nicht um „funktionelle Anpassung" handeln, sondern diese kompensatorischen Hypertrophieen müssen auf besonderen, uns noch unbekannten Korrelationen im Organismus beruhen. Außerdem kommt es in den Organen aber noch zu einer „funktionellen Hypertrophie" (vielleicht die Ovarien ausgenommen). Dagegen fällt die Hypertrophie der Speicheldrüsen und die von Haasler beobachtete kompensatorische Lungenhypertrophie nach Exstirpation einer Lunge unter die „funktionelle Anpassung", als Anpassung an ein größeres Maß der Funktion durch verstärkte Ausübung der Funktion im Sinne von Roux.

Auch die „Rekreation" der Leber, die oben besprochen wurde, ist nach Ponfick ein Beispiel einer echten Hypertrophie, die durch einen ungemischten funktionellen Reiz hervorgebracht ist und ihren Abschluß findet, sobald dieser Reiz befriedigt ist.

Daß in der That die gesteigerte Funktion Hypertrophie erzeugen kann, lehren die Erfahrungen am quergestreiften Muskel; die Uebung vergrößert nicht nur den Umfang, sondern auch die specifische Kraft des Muskels. Eine Hypothese über die Entstehung dieser Aktivitäts-Hypertrophie hat J. Loeb (1894) gegeben; durch die Muskelthätigkeit wächst der osmotische Druck in den Muskelzellen, und es kann mehr Wasser und entsprechend mehr Nährsubstanz in die Interstitien der Muskelfasern gelangen. Aus der Thatsache aber, daß bei diesen Hypertrophieen die Drüsen nach allen drei Dimensionen, die Muskeln, Sehnen und Bänder bloß nach zwei und das lockere Binde-

gewebe, die Epidermis und die Stäbchen der Netzhaut bloß nach einer Dimension wachsen, schließt Roux allgemein, daß die stärkere Funktion das Organ bloß in denjenigen Dimensionen vergrößert, welche die stärkere Funktion leisten (Ges. Abh., Bd. I, p. 128).

Auf eine interessante Beziehung zwischen Regeneration und kompensatorischer Hypertrophie der drüsigen Organe hat Ribbert hingewiesen: die Regeneration geht in erster Linie von den weniger differenzierten Elementen der Ausführungsgänge aus, die kompensatorische Hypertrophie ist dagegen eine Leistung der funktionierenden Drüsenzellen. Je lebhafter der eine Vorgang ist, um so geringer ist der andere. In der Niere und Leber finden wir vorzugsweise kompensatorische Hypertrophie, in den Speicheldrüsen überwiegend Regeneration.

Die kompensatorische Hypertrophie bleibt bei Versuchen an älteren Tieren aus, während sie bei jüngeren Individuen eintritt (Ribbert, Stilling, Simmonds). In dieser Thatsache liegt eine Parallele zur Regeneration, die ebenfalls bei jüngeren Tieren ergiebiger ist als bei älteren.

b) Metaplasie und Specietät.

Unter „Metaplasie“ versteht man die Umwandlung einer Zellenart in eine andere. Ihr entgegen steht die Lehre von der „Specietät“ (Specifität, Specificität) der Zellen, nach welcher jede Zellenart bei regenerativen Vorgängen streng ihre Eigenart behält und nur ihresgleichen produziert.

Eine Metaplasie wird von den Forschern der Gegenwart für den erwachsenen Organismus nur in sehr beschränktem Maße anerkannt. Nach Ribbert können z. B. die Cylinderzellen der Drüsenausführungsgänge (Speicheldrüsen) in Epithelien der Tubuli umgewandelt werden; ebenso werden aus den weniger differenzierten Zellen des Perichondrimus und des Periostes Knorpel und Knochen gebildet. Nach Lubarsch können auch postembryonal aus den Gallengangepithelien Leberzellen, aus Ependymepithelien Gliazellen entstehen. Nach Neumann ist die Metamorphose des geschichteten Flimmerepithels im embryonalen Oesophagus zum geschichteten Plattenepithel des Oesophagus beim Erwachsenen eine wirkliche Metaplasie, bei welcher ein flimmerndes Plattenepithel die reguläre Uebergangsstufe bildet. Hansemann hält die hierher gehörigen Zellmetamorphosen mit Ausnahme der in Geschwülsten vorkommenden für bloße Variationen. Jedenfalls ist nach den jetzt herrschenden Anschauungen, wie Ribbert hervorhebt, die Metaplasie nur unter nahe verwandten Zellen möglich. Nach Lubarsch können metaplastische Umwandlungen eintreten, auch wenn keine entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen bestehen, nur müssen dann besondere, im einzelnen noch nicht genügend bekannte Bedingungen erfüllt sein, die an dem einen Ort häufiger, an dem anderen seltener auftreten.

c) Transplantation.

Die Transplantation oder Uebertragung von Gewebslappen einer Körperstelle auf eine andere desselben Individuums (Autoplastik) oder

eines anderen (Heteroplastik) wird von der modernen Chirurgie in ausgedehntestem Maße bei Operationen und Wundheilungen verwandt und kann in dieser Anwendung hier nicht besprochen werden. Wohl

Fig. 112.

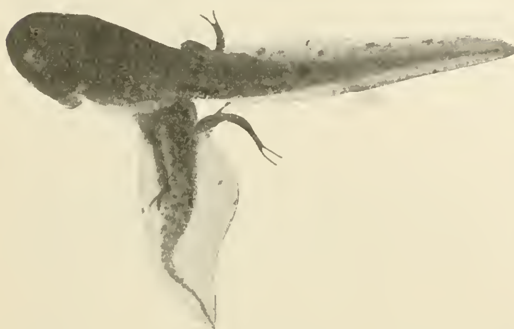


Fig. 114.

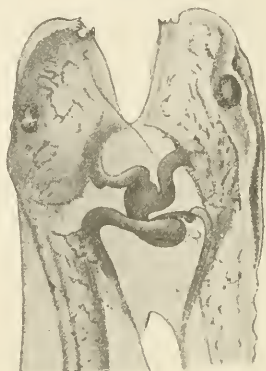


Fig. 113.



Fig. 115.

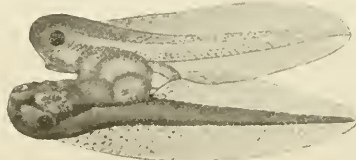


Fig. 112. Hinterstück einer Larve von Rana esculenta mit dem Bauch einer zweiten zur Verwachsung gebracht.

Fig. 113. Janusartige Gehirnvereinigung zweier Larven.

Fig. 114. Gleichsinnige Bauchvereinigung zweier Larven, die 22 Tage lebte. Das Darmrohr ist gemeinsam und zeigt die von beiden Partnern kommenden Zu- und Ableitungsrohre.

Fig. 115. Gleichsinnige Bauchvereinigung von Rana esculenta mit Bombinator igneus, 7 Tage nach der Zusammenfügung.

(Nach G. Born, Archiv f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.)

aber gehören hierher neuere Versuche über Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven, die von Born, Harrison und Morgan angestellt wurden und die man als eine eigenartige Transplantation ansehen kann.

Es wurden bei diesen Versuchen Teilstücke von Tieren derselben Art und auch verschiedener Art zur Verwachsung gebracht. Die abgetrennten Stücke erhalten sich nicht nur am Leben, sondern schreiten — häufig ohne Herz, Blut und Gefäße — auf Kosten ihres Dotterbesitzes im Wachstum und in der Entwickelung fort, wie schon Vulpian an abgetrennten Schwanzenden eben ausgeschlüpfter Larven nachwies. Bei Vereinigung der Teilstücke treten an den Zellen der Schnittflächen Erscheinungen auf, die nach Born der von Roux entdeckten „Selbstordnung“ und „Selbsttrennung“ von Zellen unterzu-

ordnen sind. Liegt z. B. ein Epithelrand auf Dotterzellen oder auf Zellen des Gehirnrohres, so bleiben diese Gewebe unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht miteinander vereinigt, sondern trennen sich wieder voneinander (Cytochorismus, Roux) und vereinigen sich erst mit ihresgleichen (Roux's Cytarme und Cytolisthesis). Nur unter besonderen Verhältnissen, wenn Zellverschiebungen nicht möglich sind, vereinigen sich z. B. auch ektodermale Epidermiszellen mit entodermatischen Darmepithelien, wie bei der Bildung von Mund und After in der normalen Entwickelung.

Kommen bei der Zusammenfügung gleichartige Organanlagen an einander zu liegen, so verwachsen sie zu einem Continuum; die Verbindung geschieht durch das gleichartige, specifische Gewebe der betreffenden Organe; kommen ungleichartige Organanlagen aneinander, so geschieht die Verbindung durch Bindegewebe. Sind die gleichartigen Organe hohl, so stellt sich nicht nur die Kontinuität ihrer Wandbestandteile, sondern auch vollständig glatte Kommunikation ihrer Hohlräume her.

Aus diesen Ergebnissen folgt also, daß die Entwickelung in diesen Stadien wesentlich auf Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile beruht. „Ein correlativer Einfluß der Nachbarschaft, wie des Ganzen läßt sich nirgends erkennen — weder negativ, noch positiv; die Entwickelung entspricht also von unserem Ausgangsstadium an durchaus der Mosaiktheorie von Roux; die organbildenden Keimbezirke sind ausgeteilt (His)" (Born, 1897, p. 205).

Ein entsprechendes Eigenleben zeigen embryonale Gewebsteile oder Embryonen, die in einen anderen Tierkörper eingepflanzt werden (Zahn, Leopold, Fischer, Féré und Lutier, Galeotti und Villa Santa u. A.). Aus den Versuchen von Birch-Hirschfeld und Garten ergab sich, daß z. B. Injektion des fein zerzupften Knorpelgewebes junger Embryonen in die Leber erwachsener Tiere bei verschiedenen Tierarten (Ziege, Kaninchen, Huhn, Salamander, Frosch) tumorartige Neubildungen von Knorpelgewebe in Leber und Lunge erzeugte. Die Gewebszellen erhielten also ihre Eigenart unabhängig von rein äußeren veränderlichen Bedingungen. Ihr Wachstum war freilich nur ein vorübergehendes, da sie schließlich sequestriert und resorbiert wurden. Die Ursache davon sieht Ribbert, der an erwachsenen Tieren auf diesem Gebiet besonders erfolgreich gearbeitet hat, in unzureichender Ernährung und in der gestörten Funktion. Deshalb ist z. B. die Transplantation von Schilddrüsen, Ovarien und Milchdrüsen meist erfolgreich, weil sie auch an dem fremden Ort ihre Funktion auszuüben vermögen. Die Transplantation ist bei Säugern nur möglich bei demselben Individuum oder doch derselben Species und ist bei höheren Tieren schwieriger und weniger erfolgreich als bei niederen, wie die Versuche an Amphibien (Born, Harrison, T. H. Morgan), an Regenwürmern (Joest), an Schmetterlingspuppen (H. E. Crampton), an Hydra (Wetzel, H. W. Rand) u. a. lehren. Embryonale Gewebe vertragen die Heteroplastik nach Saltykow besser als die erwachsenen, und die Aussichten für die Proliferation verlagerter Gewebsstücke sind nach Lubarsch und Lengemann um so günstiger, je weniger hoch differenziert die verlagerten Zellen sind.

Als eigentümliche Transplantation kann die Vereinigung ganzer Individuen bei Wirbellosen betrachtet werden, die Bütschli und Jensen bei Protozoen beobachteten, die von Wetzel und H. W. Rand

bei Hydra experimentell hergestellt wurde, die L. Sala und L. zur Strassen an Ascaris-Eiern als Riesenbildung richtig erkannten, die Metschnikoff bei einer Meduse gesehen hatte und die von T. H. Morgan und H. Driesch bei Echinidenembryonen durch das Experiment erzielt wurden. H. Driesch brachte Blastulae von Echinus zur Verschmelzung und fand, daß manche dieser Produkte als Zwillinge, manche sich einheitlich entwickelten; letztere unterschieden sich nur durch ihre erhebliche Größe von normalen Individuen, und diese Größe beruhte auf der doppelten Zahl von Zellen in den einzelnen Organen.

d. Bildung der Geschwülste.

Zahlreiche Versuche der neueren Zeit haben festgestellt, daß lebend abgetrennte Gewebskomplexe längere Zeit lebendig und regenerationsfähig bleiben (Thiersch, Reverdin, Grawitz, Garrè, Wentzscher, Ljunggren, Enderlen, A. Henle, H. Wolff, Morpurgo, Grohé, Orth und Nolte u. A.). Nimmt man dazu die im letzten Abschnitt mitgeteilten Beobachtungen über erfolgreiche Transplantation von Körperteilen in den lebenden Organismus, so liegt es nahe, diese Erfahrungen zu einer Hypothese über die Bildung der Geschwülste zu verwerten. In der That hat in der neuesten Zeit hauptsächlich Ribbert die alte Virchow-Cohnheim'sche Lehre, daß Geschwülste aus Zellen oder Zellkomplexen entstehen können, die in embryonaler Zeit aus dem organischen Zusammenhang losgelöst werden, wieder aufgenommen und dahin erweitert, daß die Loslösung solcher Gewebsteile auch in postembryonaler Zeit erfolgen kann. „Die abgetrennten Elemente“, sagt Ribbert, „dem Einfluß des Organismus entzogen, wachsen selbständig. Sie verhalten sich wie Parasiten, indem sie sich auf Kosten des Organismus entwickeln.“ So sind z. B. Epithel- und Dermoidcysten vielfach experimentell hervorgerufen worden (Schweninger, E. Kaufmann, Ribbert). Grawitz führte den Ursprung gewisser Geschwülste der Niere auf versprengte Nebennierenkeime zurück. Eine Stütze gewinnt diese Ansicht noch durch die „embryonalen Drüsengeschwülste“ (Birch-Hirschfeld), die besonders an der Niere beobachtet werden und für die Orth und nach ihm Hildebrand, Heinecke, neuerdings H. Merkel, Ricker und viele andere Autoren „eine Entwickelung aus abnormer embryonaler Anlage als wahrscheinlich annehmen“ (Orth). Auch für Knorpelgeschwülste, branchiogene Carcinome u. s. w. wird von den pathologischen Anatomen eine Entstehung aus versprengten embryonalen Gewebskomplexen angenommen.

Ob die Gewebsverlagerung allein zur echten Geschwulstbildung führt, ist allerdings fraglich. Nach Ribbert erfahren die losgelösten Elemente eine Art Rückbildung (Entdifferenzierung), die vielleicht die Wucherung begünstigt. Aber diese Rückbildung hat nach ihm mit der Genese der Tumoren nichts zu thun. Lubarsch ist dagegen der Ansicht, daß die verlagerten Teile nur einen Geschwulstkeim abgeben, aus dem infolge uns noch unbekannter Bedingungen eine Geschwulst entstehen kann.

Wie nun in sehr frühen Embryonalstadien eine Loslösung von Zellkomplexen geschehen könne, wissen wir noch nicht sicher, können es aber auf Grund einer Beobachtung von Roux und mir vermuten. Roux fand, daß beim Froschei einzelne wenig differenzierte

Furchungszellen auf dem Morulastadium verharrten. sie wurden beim Froschembryo in allen Keimblättern zerstreut gefunden. „Diese in Schichten höher entwickelter Zellen (vergl. Fig. 10 *J*), vereinzelt sich findenden, weniger differenzierten Zellen erinnern an das Bild, das ich mir nach Virchow's und Cohnheim's Hypothese von den „Geschwulstkeimen“ gemacht habe (W. Roux, Ges. Abt. II, p. 495, Anm). Zu diesen „Keimen“ rechne ich auch das von mir experimentell hergestellte „Intraovat“ des Froschembryo (Fig. 116). Ob freilich solche Keime sich dauernd lebend erhalten, ist zunächst nicht mit Sicherheit zu sagen. Nachdem aber einmal die Aufmerksamkeit darauf gerichtet ist, dürfen wir wohl von der weiteren Forschung neue, Aufschluß gebende Beobachtungen erwarten. So hat auch jüngst G. Tornier auf Verlagerungen von Körperteilen durch Störung der Ontogenese des Trägers infolge pathologischen Eingriffes in den jugendlichen Organismus bei Amphibienlarven hingewiesen und diese Verlagerungen als aktive und passive unterschieden. Er beobachtete bei einer Froschlarve eine Verlagerung der Schwanzspitze in die Schwanzmitte, wo sie anwuchs und zum Stillliegen gezwungen wurde, während der von ihr befreite Chordastumpf mit seinem Extraanhang ruhig weiterwuchs und sich dabei an ihr vorbeischob.

Fig. 116.

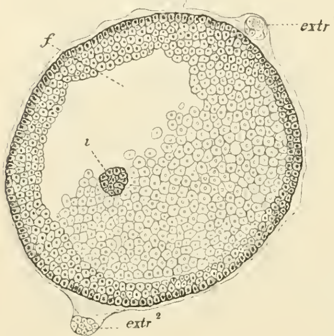


Fig. 116. Gastrula von Rana fusca über dem Urmund parallel der dorsalen Lippe quer durchstochen. Ein Komplex von Ektodermzellen ist in das Ei hineingerissen und hat sich als „Intraovat“ zu einer kleinen Morula entwickelt. Konserviert nach $7^1/_2$ Stunden. Ein kleines Extraovat ist noch lebendig und im Zusammenhang mit dem Ei (*extr*¹), ein anderes gegenüberliegendes abgeschnürt und tot (*extr*²). (Barfurth, Anat. Hefte, Bd. IX, 1893.)

Eine andere Möglichkeit der Geschwulstbildung hat R. Bonnet aufgedeckt. Die Embryonen der Keimdrüsen entstehen nach ihm vielleicht ven befruchteten Polzellen oder losgelösten Blastomeren. Dieser Auffassung ist Katsurada beigetreten.

Zusammenfassung des VII. Abschnittes.

1) Nach Wegnahme von Ovarien, Testikeln, Speicheldrüsen u. s. w. einer Seite beobachtet man eine kompensatorische Hypertrophie der übriggebliebenen Organe auf der anderen Seite (Ribbert und seine Schüler). Die kompensatorische Hypertrophie ist eine Leistung der funktionierenden Drüsenzellen, während die Regeneration von den weniger differenzierten Elementen der Ausführungsgänge ausgeht. Je lebhafter der eine Vorgang ist, um so geringer ist der andere (Ribbert).

2) Die Metaplasie, d. h. die Umwandlung einer Zellart in eine andere ist nur unter nahe verwandten Zellen möglich.

3) Lebende Teilstücke von Amphibienlarven lassen sich auf andere Larven verpflanzen, wachsen weiter und behalten ihre Eigenart (Born, Harrison, Morgan). Dasselbe gilt von embryonalen Gewebsstücken (Knorpel, Haut), die in andere Individuen eingepflanzt werden (Zahn, Leopold, Fischer, Birch-Hirschfeld und Garten u. A.). Das

Wachstum solcher Gewebsstücke ist freilich in der Regel von beschränkter Dauer, weil sie nicht genügend ernährt werden und nicht funktionieren können (Ribbert). Die Transplantation von Schilddrüsen, Ovarien und Milchdrüsen ist dagegen meist erfolgreich, weil sie funktionieren können (Ribbert). Die Aussichten für die Proliferation verlagerter Gewebsstücke sind um so günstiger, je weniger hoch differenziert die verlagerten Zellen sind (Lubarsch und Lengemann).

Auch lebend abgetrennte Gewebsstücke, die nicht gleich transplantiert werden, können unter günstigen Bedingungen tagelang lebendig und regenerationsfähig bleiben (Thiersch, Reverdin, Grawitz, Garrè, Wentzscher, Ljunggren, A. Henle, Enderlen, Morpurgo, Orth und Nolte u. A).

4) Die alte Virchow-Cohnheim'sche Lehre, daß Geschwülste aus Zellen oder Zellkomplexen entstehen können, die in embryonaler Zeit losgelöst werden, hat Ribbert wieder aufgenommen und dahin erweitert, daß die Loslösung solcher Gewebsteile auch in postembryonaler Zeit erfolgen kann. Diese Elemente erfahren nach Ribbert eine Art Rückbildung (Entdifferenziernng), müssen aber nach Lubarsch unter besondere, noch unbekannte Bedingungen kommen, wenn sie Geschwülste liefern sollen.

Embryonale Geschwulstkeime sind vielleicht die von Roux beobachteten „wenig differenzierten Furchungszellen", die von Barfurth experimentell erzeugten „Intraovate" und befruchtete Polzellen oder losgelöste Blastomeren (R. Bonnet).

Litteratur.

Arnold, J. *Epithelregeneration. Archiv pathol. Anat. Bd. XLVI.*

Aschoff, L. *Regeneration und Hypertrophie. Ergebn. allg. pathol. Morph. u. Phys.* **1895** *u.* **1898.**

Baccarani, M. *Ueber die teilweise Regeneration der Magenschleimhaut. Soc. med. chir. di Modena.* **1899.** *Ber. von Barbacci im Centralbl. allg. Path. u. pathol. Anat.* **1899.**

Bard, L. *La specificité cellulaire. Scientia. Série Biologie. Paris* **1898.**

Bardeleben, C. von. *Hand und Fufs. Verh. Anat. Ges. Strafsburg* **1894.**

Barfurth, Dietr. *Versuche zur funktionellen Anpassung. Mit 1 Taf. Archiv mikr. Anat. Bd. XXXVII.* **1891.**

— *Zur Regeneration der Gewebe. Mit 3 Tafln. Ebenda.* **1891.**

— *Halbbildung oder Ganzbildung von halber Gröfse? Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

— *Experimentelle Untersuchung über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. Bd. IX.* **1893.**

— *Ueber organbildende Keimbezirke und künstliche Mifsbildungen des Amphibieneies. Ebenda.* **1893.**

— *Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmafsenteile (Polydactylie) bei den Amphibien. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* **1894.**

— *Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Ebenda.* **1894.**

— *Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Ebenda. Bd. II.* **1895.**

— *Die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei Amphibienlarven. Ebenda. Bd. IX.* **1899.**

— *Eine Larve von Petromyzon mit drei Schwanzspitzen. Ebenda.* **1899.**

— *Regeneration und Involution. Ergebn. der Anatomie u. Entw. Bd. I—XI.* **1892—1902.**

— *Ein Triton mit einer überschüssigen fünfzehigen Vordergliedmafse. Verh. Anat. Ges.* **1899.**

— *Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? (Nach eigenen und nach Ver-*

suchen von R. Rubin.) Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Rostock. **1901** *und Verh. Anat. Ges.* **1901.**

Barfurth *und* **Dragendorff, O.** *Versuche über Regeneration des Auges und der Linse beim Hühnerembryo. Verh. Anat. Ges. Halle.* **1902.**

Bataillon, E. *La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Archiv Entw.-Mech. Bd. XI.* **1901.**

Bertacchini, P. *Morfogenesi e teratogenesi negli Anfibi anuri. I. u. II. Serie. Intern. Monatsschr. Bd. XVI.* **1899.** *III. Serie Bd. XVII.* **1900.**

Bethe, A. *Ein Carcinus maenas (Taschenkrebs) mit einem rechten Schreitbein an der linken Seite des Abdomens. Ein Beitrag zur Vererbungstheorie. Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**

— *Ueber die Regeneration peripherischer Nerven. Archiv Psychiatr. Bd. XXXIV.* **1902.**

Bergh, R. S. *Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden* **1895.**

Birch-Hirschfeld, A. *und* **Garten, S.** *Ueber das Verhalten implantierter embryonaler Zellen im erwachsenen Tierkörper. Beiträge pathol. Anat. Bd. XXVI.* **1899.**

Bizzozero, G. *Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. III. Mitt. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII.* **1893.**

— *Ueber die Regeneration der Elemente der Gewebe unter pathologischen Bedingungen. Centralbl. med. Wiss.* **1886.**

— *Accroissement et régénération dans l'organisme. Archiv. ital. d. biol. T. XXI.* **1894.**

Blumenbach, J. F. *Specimen physiologiae comparatae inter animantia calidi et frigidi sanguinis; in Comment. soc. reg. scient. Gotting. T. VIII.* **1787.**

Bonnet, Ch. *Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie. T. V. p. 294. Neuchatel* **1781.**

Bonnet, R. *Giebt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis? Ergebn. Anat. Entw. Bd. IX.* **1900.**

Born, G. *Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. Entw.-Mech. Bd. IV.* **1897.**

Boveri, Th. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Berichte Ges. f. Morph. u. Phys. zu München.* **1889.**

— *Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**

Brachet, A. *und* **Benoit, F.** *Sur la régénération du cristallin chez les amphibiens urodèles. Bibliogr. anatomique.* **1899.**

Braem, F. *Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. Bd. XV.* **1895.**

Branca, A. *Recherches sur la cicatrisation épithéliale (épitheliums cylindriques stratifiés). La trachée et sa cicatrisation. Journ. anat. et physiol. T. XXXV.* **1899.**

Broussonet. *Observations sur la régénération de quelques parties du corps des Poissons. Hist. de l'Acad. Roy. des Sciences.* **1786.**

Buguet, A. *Régénérations osseuses, suivies à l'aide de la radiographie. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXXIX.* **1899.**

Büngner, O. v. *Ueber Degenerations- und Regenerationsvorgänge am Nerven nach Verletzungen. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. X.* **1891.**

Busachi, Th. *Ueber die Neubildung von glattem Muskelgewebe (Hypertrophie und Hyperplasie, Regeneration, Neoplasie). Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. IV.* **1888.**

Byrnes, E., F. *On the regeneration of limbs in Frogs after the exstirpation of limbrudiments. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**

Carnot, P. *Les régénérations d'organes. Paris* **1899.**

Chabry, L. *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. anat. et phys. Bd. XXIII.* **1887.**

Chun, C. *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. Monographie. Leipzig* **1880.**

— *Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für Leuckart. Leipzig* **1892.**

— *Ueber Postgeneration bei Ctenophoren. Briefliche Mitt. an W. Roux. Referat von W. Roux auf dem Anatomen-Congreſs in Wien.* **1892.**

— *Bemerkungen über den Aufsatz von H. Driesch und T. H. Morgan „Von der Entwickelung einzelner Ctenophorenblastomeren". Archiv Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**

Cipollina, A. *Experimentaluntersuchungen über die partielle Regeneration des Pankreas. Riforma med.* **1899.**

Colucci, V. L. *Sulla rigenerazione parciale dell' occhio nei Tritoni. Con 2 tav. Memorie della R. Acad. d. scienze. Ser. V. Vol. I. Bologna* **1890.**

Crampton, H. E. *Experimental studies on Gasteropod development. Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**

— *The Ascidian Half-Embryo. New York Acad. of Scienc. Bd. X.* **1897.**

Danilewsky, B. *Ueber die Regeneration der Grofshirnhemisphären beim Frosch. Verh. X. intern. med. Congr. Bd. II. Berlin* **1890.**
Driesch, H. *Entwickelungsmechanische Studien. I. Mitt. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIII.* **1892.** *II. Mitt. Ebenda. Bd. LV.* **1892.**
— *Entwickelungsmechanisches. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**
— *Kritische Erörterungen neuerer Beiträge zur theoretischen Morphologie. Biol. Centralbl. Bd. XII.* **1892.**
— *Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Mit 16 Fig. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
— *Entwickelungsmechanische Studien VII—X. Mit 1 Taf. Mitt. zool. Stat. Neapel.* **1893.**
— *Zur Theorie der tierischen Formbildung. Biol. Centralbl. Bd. XIII.* **1893.**
— *Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig* **1894.**
— *und* **Morgan, T. H.** *Zur Analysis der ersten Entwickelungsstadien des Ctenophoreneies. I. u. II. Arch. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**
— *Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Ebenda. Bd. II.* **1895.**
— *Bemerkungen zu den von T. H. Morgan und mir angestellten Versuchen an Ctenophoreneiern und ihrer Kritik. Zool. Anz. Bd. XIX.* **1896.**
— *Von der Entwickelung einzelner Ascidienblastomeren. Mit 1 Taf. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* **1895.**
— *Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahresschrift Naturf. Ges. Zürich. Bd. XLI.* **1896.**
— *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 1. Von den regulativen Wachstums- und Differenzierungsfähigkeiten der Tubularia. Archiv Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.** *4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Ebenda. Bd. X.* **1900.** *6. Die Restitutionen der Clavellina lepadiformis. Mit 6 Fig. Ebenda. Bd. XIV.* **1902.**
— *Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Eine Nachprüfung und Erweiterung früherer Untersuchungen. Ebenda. Bd. X.* **1900.**
— *Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Ergebn. der Anat. u. Entw. Bd. VIII.* **1898.**
— *Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Leipzig* **1901.**
— *Neue Antworten auf neue Fragen der Entwickelungsphysiologie. Ergebn. der Anat. u. Entw. Bd. XI.* **1902.**
— *Ueber ein neues harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Mit 7 Fig. Arch. Entw.-Mech. Bd. XIV.* **1902.**
Eckhardt, C. Th. *Ueber die kompensatorische Hypertrophie und das physiologische Wachstum der Niere. Arch. pathol. Anat. Bd. CXIV.* **1888.**
Egger, E. *Ein Fall von Regeneration einer Extremität bei Reptilien. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VIII.*
Eliasberg, M. *Experimentelle Untersuchungen über die Blutbildung in der Milz der Säugetiere. Dissert. Dorpat* **1893.**
Endres, H. *Ueber Anstichversuche an Froscheiern. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur. Zool.-botan. Sect. Breslau* **1894.**
— *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. I. Beobachtungen von H. Endres und H. E. Walter. Mit 4 Tafln. Archiv Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.** *II. Ergänzungen durch Anstichversuche an Eiern von Rana esculenta, sowie theoretische Folgerungen aus beiden Versuchsreihen. Mit 1 Taf. Ebenda. Bd. II.* **1895.**
— *Ueber Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur. Zool.-bot. Sect. Breslau* **1895.**
Fabbrini. *Wirkung der Querresektion des Nebenhodens auf den Haupthoden und seine teilweise Reproduktion. La Clinica moderna.* **1899.**
Felix, W. *Ueber Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLVIII.* **1889.**
Féré, Ch. et **Lutier, A.** *Nouvelles observations sur les Tératomes expérimentales. Archiv anat. microsc. T. III.* **1900.**
Fischel, A. *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. Archiv Entw.-Mech. Bd. VI.* **1897.** *II, III, IV. Ebenda. Bd. VII.* **1898.**
— *Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. Bd. XL.* **1900.** *(Vorl. Mitt. im Anat. Anz. Bd. XIV.* **1898.***)*
— *Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Archiv Entw.-Mech. Bd. XV.* **1902.**
— *Entwickelung und Organ-Differenzierung. Ebenda. Bd. XV.* **1903.**
— *Ueber den gegenwärtigen Stand der experim. Teratologie. Verhandl. Deutsche pathol. Ges.* **1902.**
Forssmann, J. *Ueber die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nerven bei der Regeneration bestimmen. Beitr. path. Anat. Bd. XXIV.* **1898.**
— *Zur Kenntnis des Neurotropismus. Ebenda. Bd. XXVII.* **1900.**

Friedländer, C. *Ueber die Innenfläche des Uterus post partum. Archiv Gynäkol. Bd. IX.*
Fuckel, Fr. *Ueber die Regeneration der Glandula submaxillaris und infraorbitalis beim Kaninchen. Dissert. Freiburg* **1896.**
Galeotti, G. et Villa Santa, G. *Sugli innesti con cellule embrionali, tra tessuti ontogeneticamente affini. Archiv Entw.-Mech. Bd. XIII.* **1901.**
Gegenbaur, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Jena* **1862.**
Giard. M. A. *Polydactylie provoquée chez Pleurodeles Waltlii Michahelles. Comptes rendus hebd. Soc. Biol. Paris* **1895.**
Godelmann, R. *Beiträge zur Kenntnis von Bacillus Rossii. Archiv Entw.-Mech. Bd. XII.* **1901.**
Goette, A. *Ueber Entwickelung und Regeneration des Gliedmaſsenskelets der Molche. Leipzig* **1879.**
Griffini, L. *Sur la régénération partielle du foie. Arch. ital. d. biol. Vol. V.* **1884.**
— *Sur la reproduction totale ou partielle de l'appareil folie du lapin et des papilles calyciformes. Ebenda.*
Haasler. *Ueber kompensatorische Lungenhypertrophie. Centralbl. allg. Pathol. etc.* **1891.**
Hackenbruch, P. *Experimentelle und histologische Untersuchungen über die compensatorische Hypertrophie der Testikel. Diss. Bonn* **1888.**
Hammar, J. Aug. *Några ord om de normala de — och regenerations — processerna inom djurorganismen med hänsyn till förhållandena hos menniskan. Vortrag.* **1897.**
Hansemann, D. *Studien über die Specificität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen. Berlin* **1893.**
Harrison, Ross Granville. *The growth and regeneration of the tail of the Frog Larva. Archiv Entw.-Mech. Bd. VII.* **1898.**
Heidenhain, M. *Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg.* **1893.**
— *Ueber das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äuſseren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
Herbst, Curt. *Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. I. Archiv Entw.-Mech. Bd. II.* **1896.** *II. Ebenda. Bd. IX.* **1899.** *V. Ebenda. Bd. XIII.* **1901.**
— *Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig* **1901.**
Hertwig, O. *Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin; phys.-math. Kl. Bd. XXIV. p. 385.* **1893.**
— *Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Mit 6 Tafln. Archiv mikr. Anat. Bd. XLII. p. 662.* **1893.**
— *Neuere Experimente über das Regenerations- und Gestaltungsvermögen der Organismen. Berlin. klin. Woch. Bd. XXXI.* **1894.**
— *Urmund und Spina bifida. Archiv mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**
— *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre. Bd. I. Kap. IV. Jena* **1901.**
— *Die Zelle und die Gewebe. 2 Bde. Jena* **1898.**
— *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1: Präformation oder Epigenese? Jena* **1894.** *Heft 2: Mechanik und Biologie.* **1897.**
Hinsberg, V. *Ueber die Beteiligung des Peritonäalepithels bei der Einheilung von Fremdkörpern. Archiv pathol. Anat. Bd. CLII.*
Keibel, F. *Diskussion zu den Vorträgen der Herren O. Schultze und H. E. Ziegler. Verh. Anat. Ges. Straßburg. p. 150* **1894.**
Kennel, J. *Ueber Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat* **1882.**
Kiersnowski, A. *Zur Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt. Anat. Hefte. Bd. XIII.* **1894.**
Kirby, E. *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Path. Bd. XI.*
Klebs, E. *Die Regeneration des Plattenepithels. Arch. experim. Path. Bd. III.*
Kochs, W. *Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Archiv mikr. Anat. Bd. XLIX.* **1897.**
Kölliker, A. *Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLIII.*
Kollmann, J. *Ueber Spina bifida und Canalis neurentericus. Verh. Anat. Ges. Göttingen.* **1893.**
Kolster, R. *Zur Kenntnis der Regeneration durchschnittener Nerven. Archiv mikr. Anat. Bd. XLI.* **1893.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Histogenese der peripheren Nerven nebst Bemerkungen über*

die Regeneration derselben nach Verletzungen. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. XXVI. ***1899.***

Kopsch, Fr. *Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. Anat. Ges. Berlin.* ***1896.***

— *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllium-Embryonen. Verh. Anat. Ges. Kiel.* ***1898.***

— *Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische etc. Zugleich ein Beitrag zur Differenzierungsfähigkeit embryonaler Zellen. Internat. Monatsschr. Bd. XVI.* ***1899.***

Krahé, S. *Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Speicheldrüsen. Dissert. Bonn* ***1888.***

Krebsbach, P. *Ueber die Regeneration der Milz. Dissert. Bonn* ***1889.***

Kromayer, E. *Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Archiv Entw.-Mech. Bd. VIII.* ***1899.***

Leopold. *Studien über die Uterinschleimhaut während Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett. Archiv Gynäk. Bd. XI.*

Leydig, F. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* ***1872.***

Loeb, Jacques *Beiträge zur Entwickelungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* ***1895.***

— *Ueber die Entstehung der Aktivitätshypertrophie der Muskeln. Archiv ges. Phys. Bd. LVI.* ***1894.***

Loeb, Leo. *Ueber Regeneration des Epithels. Archiv Entw.-Mech. Bd. VI.* ***1898.***

— *Ueber Transplantation von weißer Haut auf einen Defekt in schwarzer Haut und umgekehrt am Ohr des Meerschweinchens. Ebenda Bd. VI.* ***1897.***

Lothrop, Harriet E. *Ueber Regenerationsvorgänge im Eierstocke. Dissert. Zürich* ***1890.***

Lubarsch, O. *Ueber Gewebsembolien und Gewebsverlagerungen. Verh. Deutsch. path. Ges.* ***1899.***

— *Zur Lehre von den Geschwülsten und Infektionskrankheiten. Wiesbaden* ***1899.***

— *Neueres zur Entzündungslehre. Deutsche med. Wochenschr.* ***1898.***

— *Die Metaplasiefrage und ihre Bedeutung für die Geschwulstlehre. Arb. a. d. path.-anat. Abt. des Königl. Hyg. Inst. Posen. Wiesbaden* ***1901.***

Meister, v. *Ueber die Regeneration der Leberdrüse nach Entfernung ganzer Lappen etc. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat.* ***1891.***

Merkel, F. *Bemerkungen über die Gewebe beim Altern. Verh. X. intern. med. Kongress. Berlin* ***1890.***

Maximow, Alex. *Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes. Beitr. path. Anat. u. allgem. Path. Bd. XXVI.* ***1899.***

— *Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Eierstocks-Verletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Eierstocksgewebes. Archiv path. Anat. Bd. CLX.* ***1900.***

Martinotti. *Sui fenomeni consecutivi all' esportaizone totale e parziale del pancreas. Comm. fatta R. Accad. di med. di Torino.* ***1888.***

— *Ueber Hyperplasie und Regeneration der drüsigen Elemente in Beziehung auf ihre Funktionsfähigkeit. Centralbl. allg. Path. u. path. Anat. Bd. I.* ***1890.***

Marinesco, G. *Sur la régénération des centres nerveux. C. R. Soc. de Biol.* ***1894.***

Mitrophanow, P. *Teratogenetische Studien. I. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* ***1895.*** *II. Ebenda. Bd. VI.* ***1897.***

Morgan, T. H. *Experimental studies on the Teleost eggs. Anat. Anz. Bd. IX.* ***1893.***

— *Half-embryos and whole-embryos from one of the first two blastomeres of the Frog's egg. Anat. Anz. Bd. X.* ***1895.***

— *Studies of the „partial" larvae of Sphaerechinus. Archiv Entw.-Mech. Bd. II.* ***1895.***

— *Experimental studies of the Blastula und Gastrula-stages of Echinus. Ebenda.*

— *The number of cells in larvae from isolated Blastomeres of Amphioxus. Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* ***1896.***

— *Regeneration in Teleosts. Archiv Entw.-Mech. Bd. X.* ***1900.***

— *Regeneration of tissue composed of parts of two species. Rep. from Biol. Bullet. Bd. I.* ***1896.***

— *Regeneration. Old and new interpretations. Biol. Labor. of Waods Holl.* ***1899.*** *Boston* ***1900.***

— *Regeneration and liability to injury. Rep. from Zool. Bullet. Vol. I. Boston* ***1898.***

— *Some Problems of Regeneration. Labor. of Woods Hall. Boston* ***1899.***

— *Regeneration. New-York u. London* ***1901.***

— *Regeneration in the egg, embryo, and adult. The American Naturalist. Vol. XXXV.* ***1901.***

— *Further experiments on the regeneration of the tail of Fishes. Archiv Entw.-Mech. Bd. XIV.* ***1902.***

— *The internal factors in the regeneration of the tail of the Tadpole. Archiv Entw.-Mech. Bd. XV.* ***1902.***

Morpurgo, B. *Ueber die embryonale Entwickelung der quergestreiften Muskeln von weißen Ratten. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**
— *Ueber die Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes bei neugeborenen weißen Ratten. Anat. Anz. Bd. XVI.* **1899.**
Muscatello, G., u. Damascelli, D. *Ueber den Einfluſs der Nervendurchschneidung auf die Heilung von Knochenbrüchen. Archiv klin. Chir. Bd. LVIII.* **1899.**
Nauwerck, C. *Ueber Muskelregeneration nach Verletzungen. Jena* **1890.**
Neumann, E. *Ueber den Heilungsprozeß nach Muskelverletzungen. Archiv mikr. Anat. Bd. IV.* **1868.**
— *Ueber Degeneration und Regeneration zerquetschter Nerven. Ebenda. Bd. XVIII.* **1880.**
— *Einige Versuche über Nerventransplantation. Archiv Entw.-Mech. Bd. VI.* **1898.**
— *Zu Gunsten der Achsencylinder-Tropfen. Arch. pathol. Anat. Bd. CLVIII.* **1899.**
Notthaft, A. Frh. v. *Neue Untersuchungen über den Verlauf der Degenerations- und Regenerationsprozesse an verletzten peripheren Nerven. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LV.*
Nothnagel, H. *Ueber die Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Zuständen. II. Drüsige Organe. Zeitschr. klin. Med. Bd. XI.* **1886.**
Nusbaum, J., u. Sidoriak, Sz. *Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen (Salmo fario L.). Mit 3 Taf. Archiv Entw.-Mech. Bd. X. p. 645* **1900.**
Nusbaum, J. *Contributions aux études sur la régénération des poissons osseux. Mit 1 Taf. (Polnisch.) Kosmos. Bd. XXVIII.* **1903.**
— *Zur Kenntnis der Heteromorphose bei der Regeneration der älteren Forellenembryonen. (Salmo irideus.) Mit 1 Abbild. Anat. Anz. Bd. XXIII.* **1903.**
Nussbaum, M. *Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Mitt. Archiv mikr. Anat. Bd. XXVI.* **1886.** *II. Mitt. Ebenda. Bd. XXIX.* **1887.**
— *Die mit der Entwickelung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitzungsber. Niederrh. Ges. Natur- u. Heilk. Bonn* **1894.**
Orth, J. *Arbeiten aus dem pathologischen Institut in Göttingen 1—7. Bericht. (Nachr. K. Ges. d. Wissensch. Göttingen, math.-phys. Klasse.)* **1894—1900.**
Paladino, G. *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinuovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Napoli* **1887.**
— *La rinuovazione del parenchima ovarico nella donna. Monit. zool. ital. Vol. V.* **1894.**
— *Sur le type de structure de l'ovaire. Archiv. ital. d. biol. Vol. XXIX.* **1898.**
Pasewaldt, G. *Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Ovarien. Dissert. Bonn* **1888.**
Peters, A. *Ueber Regeneration des Epithels der Cornea. Dissert. Bonn* **1885.**
Petrone, A. *Du processus régénérateur sur le poumon, sur le foie et sur le rein. Archiv ital. d. biol. Vol. V.* **1884**
Pfitzner, W. *Ein Fall von beiderseitiger Doppelbildung der fünften Zehe. Morphol. Arb. Bd. V.*
— *Beiträge zur Kenntnis der Miſsbildungeu des menschlichen Extremitätenskelets. Morphol. Arb. Bd. VIII.* **1898.**
Pflüger, E. *Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Archiv f. d. ges Phys. Bd. XV.*
— *Ueber den Einfluſs der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Ebenda. Bd. XXXI.* **1883.**
— *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ebenda. Bd. XXXIV.*
Philipeaux, J. M. *Sur la régénération des membres chez l'Axolotl (Siren pisciformis). Comptes rendus Acad. des Sciences. Paris* **1867.**
— *Les membres de la Salamandre aquatique bien exstirpés ne régénèrent point. Ebenda.* **1876.**
— *Note sur la production de l'oeuil chez la Salamandre aquatique. Gazette médic. de Paris T. LI.* **1880.**
Piana. *Ricerche sulla polidactilia acquisita determinata sperimentale nei tritoni e sulle code supernumerarie nelle lacertole. Ricerche Laborat. di anat. normale di Roma. Vol. VI.* **1894.** *(Ausgeg. 30. Juni* **1894.***)*
Podwyssozki, W. *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des Lebergewebes. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Path. Bd. I.* **1886.**
— *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des Lebergewebes. II. Teil. Ebenda. Bd. II.*
— *Ueber die Regeneration der Leber, der Niere, der Speichel- und Meibom'schen Drüsen unter pathologischen Bedingungen. Fortschritte d. Medizin Bd. III.* **1887.**
Ponfick, E. *Ueber Regeneration der Leber. Verh. X. intern. Kongr. Berlin.* **1890.**
— *Ueber das Wesen der Leberrekreation. Med. Centralbl. Bd. XXXII.* **1894.**
Prowazek, S. *Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XIII.* **1901.**

Przibram, H. *Regeneration. Ergebn. d. Physiologie. Bd. I.* **1902.**
— *Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv Entw.-Mech. Bd. XI.* **1901.**
— *Experimentelle Biologie der Seeigel. Bronn's Classen u. Ordn. Bd. II. Lief. 3. Leipzig* **1902.**
Pugnat, A. *Note sur la régénération expérimentale de l'ovaire. C. r. Soc. Biol. Paris.* **1900.**
Rabl, C. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. III. Teil. Die Linse der Säugetiere. Rückblick und Schlufs. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXVII.* **1899.**
— *Homologie und Eigenart. Verh. Deutsch. path. Ges. München. Bd. II.* **1899.**
Rauber, A. *Atlas der Krystallregeneration. I.—VII. Heft in photogr. Taf. Berlin* **1896—1901.**
Reinke, F. *Die Regeneration der Linse und ihr Verhältnis zum Zweckbegriff. Sitzungsber. Naturf. Ges. Rostock. No. 1.* **1902.**
Ribbert, H. *Ueber die Regeneration und Entzündung der Lymphdrüsen. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. VI.* **1889.**
— *Ueber die Regeneration des Schilddrüsengewebes. Archiv path. Anat. Bd. CXVII.*
— *Ueber die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen. Archiv path. Anat. Bd. CXX.* **1890.**
— *Ueber die Regeneration der Mammilla etc. Archiv mikr. Anat. Bd. XXXVII.* **1891.**
— *Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* **1895.**
— *Ueber die Entstehung der Geschwülste. Deutsch. med. Woch.* **1895.**
— *Ueber Rückbildung an Zellen und Geweben und über die Entstehung der Geschwülste. Bibliotheca medica C.* **1897.**
— *Experimentelle Erzeugung von Epithel- und Dermoidcysten. Deutsche Zeitschr. Chir. Bd. XLVII.* **1898.**
— *Zur Geschwulstfrage. Münch. med. Wochenschr.* **1898.**
— *Ueber Veränderungen transplantierter Gewebe. Archiv Entw.-Mech. Bd. VI.* **1897.**
— *Das pathologische Wachstum der Gewebe bei der Hypertrophie, Regeneration, Entzündung und Geschwulstbildung. Bonn* **1896.**
Rörig, A. *Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Archiv Entw.-Mech. Bd. VIII.* **1899.**
Roux, W. *Gesammelte Abhandlungen. 2 Bde. Leipzig* **1895.**
— *Ueber die verschiedene Entwickelung isolierter erster Blastomeren. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* **1895.**
— *Berichtigungen zu H. Driesch's Aufsatz: „Betrachtungen über die Organisation des Eies." Archiv Entw.-Mech. Bd. IV.* **1896.**
— *Ueber den „Cytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**
— *Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**
— *Für unser Programm und seine Verwirklichung. Archiv Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**
— *Homotropismus und Allotropismus, Homophilie, Allophilie und ihre Unterarten. Archiv Entw.-Mech. Bd. VIII.* **1899.**
— *Bemerkungen über die Achsenbestimmung des Froschembryo und die Gastrulation des Froscheies. Archiv Entw.-Mech. Bd. XIV.* **1902.**
— *Ueber die Selbstregulation der Lebewesen. Archiv Entw.-Mech. Bd. XIII.* **1902.** *(Hier auch Referat über: H. Driesch, Die organischen Regulationen.)*
— *Ueber die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei. Mit 6 Abbild. Anat. Anz. Bd. XXVIII.* **1903.**
Saltykow, S. *Ueber Transplantation zusammengesetzter Teile. Archiv Entw.-Mech. Bd. IX.* **1900.**
Samassa, Paul. *Studien über den Einflufs des Dotters auf Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. II. Amphibien. Mit 1 Taf. Archiv Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**
Samuel, S. *Das Gewebswachstum bei Störungen der Innervation. Archiv pathol. Anat. Bd. CXIII.* **1888.**
Sanarelli, G. *Die Reparationsvorgänge im Grofs- und Kleinhirn. Atti della R. Accad. dei Linc. Vol. VII.* **1890.**
Schaffer, J. *Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Archiv mikr. Anat. Bd. L.* **1897.**
— *Ueber die Fähigkeit des Periostes, Knorpel zu bilden. Archiv Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**
Schaper. A. *Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Archiv Entw.-Mech. Bd. VI.* **1898.**
Schimkewitsch, W. *Ueber den atavistischen Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anz. Bd. XXI.* **1902.**

Schmidt, V. *Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte Heft 6/7.* **1893.**
Schulz, E. *Aus dem Gebiet der Regeneration. I. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXVI.* **1899.** *II. Ebenda. Bd. LXXII.* **1902.**
— *Ueber das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwickelung und Knospung. Biol. Centralbl. Bd. XXII.* **1902.**
Schultze, L. *Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIII. N. F. XXVI.* **1899.**
Schultze, O. *Ueber die Entwickelung der Medullarplatte des Frosches. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XXIII.* **1889.**
— *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Mit 2 Tafln. Archiv Entw.-Mech. Bd. I. p. 269.* **1894.**
— *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwickelung. Mit 2 Tafln. u. 2 Textfig. Archiv mikr. Anat. Bd. LV. p. 171.* **1899.**
Sgobbo, Fr. *Sulla regenerazione del midollo spinale nei vertebrati. La Psichiatria. Vol. VIII.* **1891.**
Sievcking, H. *Beiträge zur Kenntnis dss Wachstums und der Regeneration des Knorpels etc. Dissert. Strafsburg* **1891.**
Spee, F., Graf v. *Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. Zeitschr. Morphol. u. Anthrop. Bd. III.* **1901.**
Spemann, H. *Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitz.-Ber. physik.-med. Ges. Würzburg.* **1900.**
— *Ueber Correlationen in der Entwickelung des Froschauges. Verh. Anat. Ges. Bonn* **1901.**
— *Entwickelungsphysiologische Studien am Tritonei. I. Teil: Archiv Entw.-Mech. Bd. XII.* **1901.** *II. Teil: Ebenda. Bd. XIV.* **1902.**
Stilling, A. *Ueber die kompensatorische Hypertrophie der Nebennieren. Archiv pathol. Anat. Bd. CXVIII.*
— *und* **Pfitzner, W.** *Ueber die Regeneration der glatten Muskeln.*
Strahl, H. *Der Uterus post partum. I. Mitt. Anat. Hefte. Bd. III.* **1894.**
— *Der puerperale Uterus der Hündin. Ebenda. Bd. XVI.* **1895.**
Strasser, H. *Regeneration und Entwickelung. Jena* **1899.**
Ströbe, H. *Experimentelle Untersuchungen über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven nach Verletzungen. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XIII.* **1893.**
— *Experimentelle Untersuchungen über die degenerativen und reparativen Vorgänge bei der Heilung von Verletzungen des Rückenmarkes etc. Ebenda. Bd. XV.* **1895.**
Thilenius, G. *Untersuchungen über die morphologische Bedeutung accessorischer Elemente am menschlichen Carpus (und Tarsus). Morphol. Arb. Bd. V.* **1896.**
Thoma, R. *Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäfssystems. Stuttgart* **1893.**
Timann, C. *Die Behandlung der Spina ventosa mittels freier Autoplastik. Beitr. klin. Chir. Bd. XXXVI.* **1902.**
Tizzoni. *Studio sperimentale sulla rigenerazione pareiale e sulla neoformazione del fegato. Accad. Reale dei Lincei. Vol. CCLXXX.* **1882/83.**
Tornier, G. *Ueber Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung. Mit Experimenten Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* **1896** *und Bd. IV.* **1896.**
— *Ueber eine experimentell erzeugte Doppelgliedmafse. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin.* **1896.**
— *Ueber Schwanzregeneration und Doppelschwänze bei Eidechsen. Ebenda.* **1897.**
— *Entstehungsursachen der Poly- und Syndactylie der Säugetiere. Ebenda.* **1897.**
— *Ueber experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmafsen von Molchen. Zool. Anz.* **1897.**
— *Ueber Operationsmethoden, welche sicher Hyperdactylie erzeugen, mit Bemerkungen über Hyperdactylie und Hyperpedie. Ebenda.*
— *Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Entstehungsursachen. Ebenda.* **1898.**
— *Ueber Amphibiengabelschwänze und einige Grundsätze der Regeneration. Zool. Anz.* **1900.**
— *Ueberzählige Bildungen und Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik. Verh. d. V. intern. Zool.-Kongr. Berlin.* **1901.**
— *Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Zool. Anz. Bd. XXIV.* **1901.**
— *Entstehen eines Schweinchinterfufses mit fünf Zehen und den Begleiterscheinungen. Mit 13 Fig. Archiv Entw.-Mech. Bd. XV.* **1902.**
Trostorff. *Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Mammae. Dissert. Bonn* **1888.**

Towle, Elizabeth, W. *On muscle regeneration in the limbs of Plethedon. Reprint from Biol. Bulletin. Vol. II. Boston* **1901.**
Vanlair, C. *Nouvelles recherches expérimentales sur la régénération des nerfs. Archives de Biol. Bd. VI.* **1887.**
Vecchio, del S. *Ueber die Heilung und den Heilungsvorgang bei Nierenwunden. Gazz. d. Osped. e Clin.* **1899.**
Viering. *Experimentelle Untersuchung über die Regeneration des Sehnengewebes. Archiv pathol. Anat. Bd. CXXV.*
Vollmer, E. *Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speciell der Hautdrüsen. der Amphibien. Archiv mikr. Anat. Bd. XLII.* **1893.**
Volkmann, R. *Ueber die Regeneration des quergestreiften Muskelgewebes beim Menschen und Säugetier. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XII.* **1892.**
Wagner's *Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I. p. 913. (Valentin's Versuche an Hühnerembryonen; veröffentlicht* **1837.***)*
Wagner, F. von. *Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl. Bd. XIII.*
Waldeyer, W. *Archiblast und Parablast. Archiv mikr. Anat. Bd. XXII.*
Weismann, A. *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena* **1892.**
— *Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**
— *Vorträge über Descendenztheorie. 2 Bände. Jena* **1902.** *„Regeneration“ XX. und XXI. Vortrag in Bd. II.*
— *Versuche über Regeneration bei Tritonen. Anat. Anz. Bd. XXII. 1903.*
Wendelstadt, H. *Ueber Knochenregeneration. Archiv mikr. Anat. Bd. LVII.* **1901.**
Wetzel, Georg. *Ueber die Bedeutung der cirkulären Furche in der Entwickelung der Schultze'schen Doppelbildungen von Rana fusca. Archiv mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**
Wilson, E. B. *On Multiple and Partial Development in Amphioxus. With 11 fig. Anat. Anz. Bd. VII. p. 732.* **1892.**
— *On regeneration and the Mosaic Theory of Development. Title-Tr. New York Acad. Sc. V. No. 12.* **1892/93.**
— *Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. of Morphol. Vol. VIII.* **1894.**
— *On Cleavage and mosaic-Work. Archiv Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**
Wolff, G. *Entwickelungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Archiv Entw.-Mech. Bd. I.* **1894.** *II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Ebenda. Bd. XII.* **1901.**
— *Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchow's Archiv. Bd. CLXIX.* **1902.**
Wolff, J. *Osteoplastische Operationen mittelst Verschiebung von Knochenstücken. Berl. klin. Wochenschr.* **1894.**
Ziegler, Kurt. *Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte. Bd. XIX.* **1901.**
Ziegler, E. *Ueber die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen. Internation. Beitr. Festschr. für R. Virchow.* **1892.**
— *Ueber die Reparation verletzter Gewebe. Deutsche med. Wochenschr.* **1900.**

Druckfehler-Berichtigungen.

Seite 1, Zeile 11 lies Bildung statt Billdung.
„ 49, „ 20 lies Eidechsen statt Eidechsen-.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1

I. Regenerationserscheinungen an unbefruchteten Eiern der Wirbeltiere 3

II. Regenerationsvorgänge an befruchteten, in Entwickelung begriffenen Eiern bis zur Ausbildung der Gastrula. Postgeneration 4

a) Befruchtete Eier von Amphibien vor der Furchung . . . 4

b) Befruchtete Eier von Amphibien und vom Amphioxus nach der ersten und zweiten Furchung. Postgeneration von W. Roux 4

c) Morula und Blastula der Amphibien 30

d) Gastrula der Amphibien. Regeneration der Keimblätter . 32

e) Embryonen der Amphibien nach Ausbildung der Medullarwülste und nach Schluß des Medullarrohres 37

f) Embryonen früher Stadien der Fische 38

g) Frühe Embryonalstadien der Reptilien 43

h) Embryonen der Vögel 43

i) Embryonen der Säuger 47

III. Regeneration von Körperteilen bei Wirbeltierembryonen 48

a) Cyclostomen 48

b) Amphibien 50

1. Centralnervensystem und Sinnesorgane 50

2. Schwanz und Wirbel 57

3. Kiemen und Kiefer 63

4. Gliedmaßen 63

c) Fische 74

d) Reptilien 78

e) Vögel 82

f) Säuger 88

IV. Regeneration der Gewebe 92

V. Regeneration innerer Organe 102

VI. Beeinflussung der Regeneration durch Organsysteme des Körpers 106

VII. Erscheinungen, die der Regeneration verwandt sind 115

a) Compensatorische Hypertrophie 115

b) Metaplasie und Specietät 116

c) Transplantation 116

d) Bildung der Geschwülste 119

Neuntes Kapitel.

Ueber den Entwickelungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwickelung der Wirbeltiere.

Von

Franz Keibel, Freiburg i. B.

Die vergleichende Anatomie greift zur Vergleichung nur einen Zustand aus dem Daseinscyklus der Lebewesen heraus, den des ausgebildeten Tieres. Es ist das, von wenigen Ausnahmen abgesehen, der Zustand der höchsten Entwickelung. Die vergleichende Entwickelungsgeschichte sucht meist ein Gesamtbild der Entwickelung der einzelnen Tiere oder doch ihrer Organsysteme zu geben und vergleicht dann diese Gesamtbilder miteinander.

Nun kann man aber auch die Embryonen verschiedener Tiere auf den verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung vergleichen, und zwar so, daß man den Entwickelungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien ihrer embryonalen Entwickelung feststellt und vergleicht[1]). Ein solcher Vergleich ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Vor allem sind es zwei Gesichtspunkte, die ihn wichtig erscheinen lassen. Sowohl vom Standpunkte des Forschers, der, von phylogenetischen Gesichtspunkten geleitet, arbeitet, als für den, welcher die unmittelbare kausale Verknüpfung der Entwickelungsvorgänge in den Vordergrund stellt, muß die Vergleichung Erfolg versprechen. Wenn wirklich der Satz: „die Entwickelungsgeschichte des Einzelwesens ist eine Wiederholung seiner Stammesgeschichte" allgemeine Geltung hat, ein Gesetz ist, so wird man die phylogenetische Abstammung der Tiere aus ihrer Entwickelungsgeschichte ablesen können, und die einzelnen Stadien in der Entwickelung werden die Etappen darstellen, welche die Vorfahren einstmals erreicht haben. Durch die Vergleichung dieser Stadien mit entsprechenden anderen Tieren wird man die Beziehungen, welche beide Stammbäume haben, auf das beste ermitteln können. In der That ist sogar daran gedacht worden, auf diesem Wege eine Paläoembryologie zu schaffen (Oppel 1891). Andererseits wird man, wenn die Annahme berechtigt ist, daß in dem ausgebildeten und in dem werdenden Körper eine Korrelation, eine

1) His (74) sagt im 16. Brief über „Unsere Körperform": „Der gesetzliche Zusammenhang aller der Körperentwickelung zu Grunde liegenden Vorgänge ist ein Prinzip, mit welchem in Zukunft auch die Descendenzlehre in noch ganz anderem Maße wird zu rechnen haben, als dies bis dahin geschehen ist. Solange man sich bei phylogenetischen Untersuchungen damit begnügt, unabhängige Specialgeschichten für einzelne Organe oder Organteile zu entwerfen, hat man die zu leistende Aufgabe in einem, sicherlich nur höchst beschränkten Abschnitt ihrer wirklichen Breite erfaßt; denn jede einzelne Organentwickelung ist immer wieder nur eine abhängige Teilerscheinung eines großen, nach allen Richtungen sich verkettenden Gesamtprozesses".

gesetzmäßige Abhängigkeit der einzelnen Organe voneinander besteht, durch den Vergleich zahlreicher Entwickelungsstadien verschiedener Tiere hoffen dürfen, Licht darüber zu erhalten, welche Vorgänge miteinander gesetzmäßig verknüpft sind, welche anderen unabhängig nebeneinander herlaufen. Ja, in günstigen Fällen dürfte man auch über die Art der Verknüpfung Aufklärung erhoffen. Nun ist freilich weder das biogenetische Grundgesetz, welches lehrt, daß die Entwickelung des Einzelwesens die Stammesentwickelung wiederholt, unbestritten, noch ist sowohl die Annahme, daß zwischen den Organen des erwachsenen Körpers, als die, daß zwischen den sich herausbildenden Organen des Embryo eine Korrelation besteht, allgemein anerkannt. So wird die Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe auf den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwickelung eine Handhabe geben, sowohl das biogenetische Grundgesetz auf seine Giltigkeit resp. auf sein Geltungsbereich zu prüfen, als auch zu prüfen, ob überhaupt und inwieweit eine Korrelation zwischen der Entwickelung der einzelnen Organe oder Organsysteme besteht.

Natürlich kann ich an dieser Stelle unmöglich auf eine ausführliche Besprechung der Geschichte des sog. biogenetischen Grundgesetzes und seiner Wandlungen eingehen. Ich verweise dafür unter anderem auf O. Hertwig's Einleitung dieses Handbuches, auf das von R. Hertwig verfaßte Kapitel über das biogenetische Grundgesetz (Bd. III, Kap. 10) und auf mein in den Ergebnissen von Merkel und Bonnet erschienenes Referat über das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese (Keibel 1898). Ich hebe hier hervor, daß schon K. E. v. Baer (A. L. I. 1828) zu einer sehr entschiedenen Ablehnung von Anschauungen kam, wie sie später unter dem Namen des biogenetischen Grundgesetzes formuliert wurden. In bewußtem Gegensatz zur Lehre Meckel's (A. L. 1811 u. 1821), welche man als die herrschende Lehre jener Tage ansehen darf, sagt er: „Die individuelle Entwickelung der höheren Tierformen durchläuft nicht die ausgebildeten Formen niederer Tiere.“

Im einzelnen führt er aus, daß:

1) „das Gemeinsame einer größeren Tiergruppe sich früher im Embryo bildet als das Besondere“.

2) „Aus dem Allgemeinsten der Formverhältnisse bildet sich das weniger Allgemeine und so fort, bis endlich das Speciellste auftritt.

3) Jeder Embryo einer bestimmten Tierform, anstatt die anderen bestimmten Tierformen zu durchlaufen, scheidet sich vielmehr von ihnen.

4) Im Grunde ist also nie der Embryo einer höheren Tierform einer niederen gleich, sondern nur ihrem Embryo.“

K. E. v. Baer hat, wie aus anderen Stellen, auf die wir bei Besprechung der Korrelationsfrage noch eingehen werden, erhellt, auch schon den Entwickelungsgrad der Organe zu den verschiedenen Zeiten der Entwickelung in Betracht gezogen. Lange Zeit findet der Entwickelungsgrad der Organe dann aber nur gelegentliche Erwähnung, kaum Beachtung, bis Oppel in seinem Buche: „Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren“ (1891) dem Entwickelungsgrad der Organe seine besondere Aufmerksamkeit zuwandte.

Oppel bezeichnet als seine Aufgabe: „eine Vergleichung der verschiedenen Entwickelungsgrade der Organe verschiedener Tiere zu verschiedenen Zeiten der Entwickelung“. Er will ganz von der Frage

nach der Art der Entwickelung und der Anordnung der Organe absehen und nur die zeitliche Reihenfolge, in welcher sich die einzelnen Organe im Vergleich zu einander entwickeln, „d. h. ihren Entwickelungsgrad bei verschiedenen Tieren“ vergleichen. Es ist Oppel's Verdienst, eine Form geschaffen zu haben, in der sich ein solcher Vergleich verhältnismäßig leicht ausführen läßt. Oppel stellte übersichtliche Tabellen auf, in welche er den Entwickelungsgrad der einzelnen Organe eintrug. Das Material, mit welchem er diese Tabellen füllte, entnahm er zumeist der Litteratur, doch führte er auch eine größere Zahl eigener Untersuchungen durch. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß das aus der Litteratur zusammengetragene Material nur lückenhaft war, auch nur mit Vorsicht verwandt und vor allem verglichen werden durfte. Oppel's Resultat war, daß sich in den Entwickelungsstufen verschiedener Wirbeltiere „ähnliche ontogenetische Reihen“ finden. Das soll heißen, die Wirbeltiere zeigen zu bestimmten Entwickelungszeiten in dem Entwickelungsgrad verschiedener Organe Aehnlichkeit untereinander. Aehnlich sind nach Oppel junge Stadien untereinander, alte untereinander; gleichaltrige nahestehender Tiere untereinander, ältere Stadien der niederen Tiere den jüngeren höherer; ähnlicher sind junge Stadien untereinander als alte Stadien untereinander. Es lassen sich eine beliebige Zahl derartiger ähnlicher ontogenetischer Stadien herausgreifen. Die Unterschiede, welche solche Reihen zeigen, können als zeitliche Verschiebungen im Entwickelungsgrad einzelner Organe oder Organsysteme bezeichnet werden. Einzelne Organe zeigen bedeutende, andere mäßige, wieder andere geringe zeitliche Verschiebungen. Unter den Entwickelungsstufen der höheren Tiere glaubt nun Oppel solche herausfinden zu können, welche den Stammformen und damit den solchen Stammformen ähnlich gebliebenen, niederen Tieren entsprechen. In der Ontogenie der Amnioten unterscheidet Oppel ein Vorfisch-, ein Fisch-, ein Landtier-, ein Protamnioten- und daran anschließend das ausgebildete Reptilien-, Vogel- oder Säugerstadium. So hält er sogar die Schaffung einer Paläoembryologie für möglich, freilich nicht nach der äußeren Körperform, aber wohl nach dem Entwickelungsgrad der Organe.

Die Unterschiede in der Entwickelung stammverwandter Tiere nennt Oppel ihre „ontogenetische Differenz“. Die kleinste ontogenetische Differenz besteht zwischen der Entwickelung eines Individuums und seiner direkten Vorfahren. Die ontogenetische Differenz erklärt es, warum die Ontogenie nur zum Teil die Wiederholung der Phylogenie sein kann. So kommt Oppel schließlich dazu, dem biogenetischen Gesetz eine, wenn auch beschränkte, so doch sehr bedeutungsvolle Geltung zuzuschreiben, die er freilich in einem Autoreferat in Schwalbe's Jahresbericht fast ganz in Abrede stelllt. Einen sehr viel entschiedeneren und bestimmteren Standpunkt nehme ich (Keibel, A. L. III. 10. 1896 und A. L. II. 1897) ein. Ich habe an einem großen Material von Schweineembryonen den Entwickelunsgrad der Organe untersucht und dann mit meinem Schüler K. Abraham (A. L. II. 1900) zusammen sehr ausgedehnte Untersuchungen an Vogelembryonen durchgeführt.

Ich führe in meinen Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines II (A. L. III. 1896), und meiner Normentafel des Schweines Oppel gegenüber aus, daß die zeitlichen Verschiebungen, man kann geradezu sagen, Durcheinanderschiebungen des Entwickelungsgrades der Organe bei den Schweineembryonen so weitgehende

sind, daß eine befriedigende Einteilung in die von Oppel aufgestellten Stadien unmöglich ist. Nach meinen Erfahrungen verhält es sich bei anderen Säugetieren und beim Menschen ebenso. Es kann somit bei Säugern, wenn man den gegenseitigen Entwickelungsgrad der Organe bei Embryonen ins Auge faßt, von einer Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie durchaus nicht gesprochen werden, in dieser Hinsicht von einer Geltung des biogenetischen Grundgesetzes bei Säugern also nicht die Rede sein. Damit leugne ich durchaus nicht die Erfahrungsreihen, welche in dem sog. biogenetischen Grundgesetz in vorzeitiger Verallgemeinerung kondensiert worden sind. Zweifellos sind durch die Vererbung bedingte Spuren des Weges, welchen die Phylogenie genommen hat, in der Entwickelungsgeschichte der Säuger vorhanden, aber gerade für die zeitliche Aufeinanderfolge hat sich die Vererbung als wenig kräftig erwiesen.

Die ausgedehnten Untersuchungen an Vögeln, welche ich zum Teil mit meinem Schüler K. Abraham ausgeführt habe (A. L. II. 1900 und Abraham 1901) ergaben durchaus dieselben Resultate, und so vertrete ich auch heute noch den gleichen Standpunkt.

Die von mir ins Leben gerufenen Normentafeln werden weiteres Material auch zur Beurteilung des biogenetischen Grundgesetzes beibringen. Sie werden wohl im wesentlichen nichts daran ändern können, daß wir für die Wirbeltiere in den Sätzen Fritz Müller's (1864), die von Haeckel zum biogenetischen Grundgesetz gestempelt sind, ein Gesetz eben nicht zu sehen haben, wohl aber unter Umständen ein sehr brauchbares heuretisches Prinzip. Ich bin weit davon entfernt, „das Kind mit dem Bade auszuschütten", aber wenn ich sehe, wie Forscher von der Bedeutung eines Weismann das sog. biogenetische Gesetz fast den Newton'schen Gesetzen von der Schwerkraft gleichstellen und es für möglich halten, auf Grund desselben Voraussagungen zu machen, so muß ich doch Wert darauf legen, diesen Sätzen den Charakter eines Gesetzes abzusprechen[1]). Der blendende Name eines Gesetzes oder gar Grundgesetzes hat doch gar zu oft dazu geführt, durchaus unhaltbare Folgerungen aus ihm zu ziehen.

Untersuchen wir jetzt, was die Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zur Frage von der Korrelation in der Entwickelung der Wirbeltiere beitragen kann. Ich erörtere die Frage zunächst etwas allgemeiner.

Man kann den ausgebildeten Organismus mit einer Maschine vergleichen. In dieser müssen die verschiedenen Teile in bestimmtem Verhältnis zu einander stehen, in bestimmter Weise ineinander greifen, wenn sie funktionieren soll, ebenso im Organismus. Wenn auch ein gewisser Spielraum für die Variation besteht, der unter Umständen nicht unbedeutend sein kann, so wird ein Organismus doch nur dann vollkommen funktionieren, wenn die einzelnen Organe untereinander — und bei den Organen wiederum ihre einzelnen Komponenten — in einem entsprechenden Verhältnis, in einer gewissen Kor-

1) Weismann (1902) führt (Bd. I., p. 4 ff.) aus, daß die Entwickelungslehre auch Voraussagungen erlaubt. So habe man voraussagen können, daß der Mensch im Jugendstadium ein Os centrale carpi haben werde. „Auf Grund dieses biogenetischen Gesetzes konnte man auch vorhersagen, daß der Mensch, der bekanntlich zwölf Rippenpaare besitzt, in seiner frühesten Jugend deren 13 haben würde" u. s. w. „Solche Vorhersagungen erteilen ohne Zweifel der Voraussetzung, auf welcher sie fußen, der Entwickelungslehre, einen hohen Grad von Sicherheit, fast vergleichbar der berühmten Voraussage des Planeten Neptun durch Leverrier".

relation zu einander stehen. Daß diese Korrelation besteht, darüber kann kein Zweifel sein. Eine andere Frage ist es, wodurch sie entsteht, und wie sie aufrecht erhalten wird. Phylogenetisch spielt gewiß die natürliche Zuchtwahl eine hervorragende Rolle, um die Korrelation hervorzurufen und aufrecht zu erhalten. Organismen, bei denen die Organe ein für den einzelnen Organismus oder gar für die Erhaltung der Art ungünstiges Verhältnis zu einander haben, werden ohne Nachkommen zu Grunde gehen. Ob aber nicht auch im Gefüge des Organismus sich eine Selbstregulation ausbildet, durch welche die einzelnen Organe und Organteile aufeinander wirken und dazu beitragen, ein gewisses Gleichgewicht aufrecht zu erhalten, darüber wird noch gestritten. Daß eine solche Selbstregulierung auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl herausgebildet sein kann, ist selbstverständlich und ist hier nicht weiter zu erörtern. Sehen wir von der rein räumlichen Beeinflussung der Organe und Organteile aufeinander ab, die doch wohl unbestreitbar ist, so könnten auch entfernt voneinander gelegene Organe sich gegenseitig durch Vermittelung des Nervensystems oder der Blut- und Saftbahnen beeinflussen. Beide Systeme werden in Anspruch genommen, um Korrelationsverhältnisse zu erklären. Vor allem ist man neuerdings gewohnt, der inneren Sekretion mancher Organe, z. B. der Keimdrüse, und der Verbreitung dieser Sekrete durch die Blut- und Saftbahn eine hervorragende Rolle zuzuschreiben.

Bleiben wir bei unserem Beispiel, sehen aber von der Hypothese der inneren Sekretion zunächst ab und sprechen ganz allgemein von jener Beeinflussung entfernter Organe durch die Keimdrüsen, welche man als die Herausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere zu bezeichnen pflegt, so sehen wir, daß eine solche Beeinflussung neuerdings durch einen hervorragenden Gynäkologen vollkommen bestritten wird. Nach den Ausführungen Hegar's [1]) sind die sekundären Geschlechtscharaktere in keiner Weise von den Geschlechtsdrüsen abhängig, sondern kommen ganz allein durch die andauernde, unmittelbare Einwirkung der äußeren Zuchtwahl zu stande. Ursprünglich wären die sekundären männlichen Geschlechtscharaktere ebenso oft mit einer weiblichen Keimdrüse vorgekommen, wie umgekehrt die sekundär weiblichen mit männlicher Keimdrüse; durch die natürliche Zuchtwahl wurde die Kombination, wie sie jetzt vorliegt, bewirkt und gefestigt. Abweichungen sind als Rückschläge oder ungünstige Varianten aufzufassen und werden, falls sie jetzt noch in seltenen Fällen auftreten, durch die natürliche Zuchtwahl ausgemerzt. Entsprechende Ansichten sind für die embryonalen Verhältnisse schon seit längerer Zeit auf das schärfste vertreten worden. Ich erinnere an Roux's Mosaiktheorie (vgl. Roux 1893). Sehr energisch im gleichen Sinne spricht sich Mehnert (1895) aus; er sagt: „Die Untersuchung der individuellen zeitlichen Unterschiede in der Differenzierung des gleichen Organes innerhalb derselben Species ergiebt, daß eine konstante Wechselbeziehung der Organentwickelung bei gleichen Embryonen nicht besteht".

„Der oft eklatante Mangel an Korrelationen der Organentwickelungen untereinander zeigt, daß ein jeder Entwickelungsvorgang eines Organes gewissermaßen ein selbständiger Prozeß ist. Die Entwickelung

1) Nach einem Vortrage in der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg, der später in Hegar's Beiträgen zur Geburtshilfe und Gynäkologie erscheinen soll. (Inzwischen erschienen in Bd. VII, Heft 2 und selbständig als: „Korrelationen der Keimdrüsen und Geschlechtsbestimmung", Freiburg bei Speyer u. Kaerner, 1903.)

des Wirbeltierembryo besteht in einer Reihe nebeneinander [einhergehender[1])] — nur durch phylogenetische Beziehungen geregelter — Einzelvorgänge. Bloß die Form und Lage eines einzelnen Organes kann durch die Umgebungsverhältnisse modifiziert werden.“ Ich nenne dann vor allem Born (1897). Er sagt in seinem Buche: „Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven“. p. 205: „Die Zusammensetzungsversuche lassen mich demnach den Satz, den ich infolge der mangelhaften Einzeluntersuchungen bei den Defektversuchen nur mit einer gewissen Reserve aufstellte, mit viel größerer Sicherheit und Entschiedenheit aussprechen. Die Entwickelung beruht von unserem Anfangsstadium an (d. h. bei Larven, bei denen sich das Medullarrohr eben geschlossen hat und die Schwanzknospe hervorzusprossen beginnt) wesentlich auf Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile; ein Korrelationseinfluß der Nachbarschaft, wie des Ganzen läßt sich nirgends erkennen — weder negativ, noch positiv; die Entwickelung entspricht also von unserem Ausgangsstadium an durchaus der Mosaiktheorie Roux's; die organbildenden Keimbezirke sind ausgeteilt (His).“ Ich kann bei dem hier zu Gebote stehenden Raum unmöglich auf Roux's Lehre von Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile des Keimes, auf seine Mosaiktheorie und His Lehre von den organbildenden Keimbezirken eingehen. Hervorgehoben muß aber werden, daß His (1901) ausdrücklich dagegen protestiert, daß er die Wichtigkeit korrelativer Vorgänge während der Embryonalentwickelung bestreite.

His hat sich schon früher, so bereits 1874 (vgl. Brief 16 über über „Unsere Körperform“, dann wieder 1892 in seinem Aufsatze über „Die Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomieen“ durchaus in diesem Sinne ausgesprochen und nimmt in einem jüngst (1901) erschienenen Aufsatze nicht nur auf räumliche und zeitliche, sondern auch auf chemische Beeinflussungen Bezug.

Wie His, so führt auch O. Hertwig an den verschiedensten Stellen seiner Schriften aus, daß sich alle einzelnen Teile des Embryo stets in Beziehung zu einander entwickeln und die Entwickelung jedes Teiles abhängig von der Entwickelung des Ganzen ist (vgl. O. Hertwig 1892 u. A. L. I. 1898).

Fischel (1896) führte an Entenembryonen zwischen dem Auftreten des 1. und des 20. Urwirbels Messungen in Bezug auf das Verhalten der Längendimensionen und des Längenwachstums aus. Er hebt hervor, daß nach seinen Messungen individuelle Variationen in Bezug auf die Länge in all diesen Stadien vorkommen, und zwar sowohl was die Gesamtlänge des Embryo als auch was die seiner Teile betrifft. Kaum je besteht eine feste Beziehung zwischen der Gesamtlänge und der Länge der Teilstrecken; es variiert also das Verhältnis des Wachstums der einzelnen Körperabschnitte zu einander. Doch läßt sich feststellen, daß, trotz zahlreicher Variationen, meist einem jeden Stadium auch ein bestimmtes Verhältnis der einzelnen Körperabschnitte zu einander zukommt. Die individuellen Variationen sind nun durchaus nicht an allen Strecken und in allen Stadien gleichmäßig und in gleicher Größe vorhanden: vorwiegend wurden sie vielmehr in den jüngsten Stadien gefunden. Je älter der Embryo wird, desto regelmäßiger wird das Verhältnis der einzelnen Strecken des Körpers zu einander. „Diese Thatsache des Geringerwerdens, beziehungsweise Verschwindens der individuellen Variationen und der Einstellung eines

1) Das eingeklammerte Wort fehlt im Original.

regelmäßigeren Verhältnisses zwischen den einzelnen Teilstrecken des embryonalen Körpers in den älteren Stadien spricht dafür, daß während der Entwickelung regelnde Einflüße sich geltend machen, welche es bewirken, daß sich allmählich ein strengerer, gesetzmäßiger Aufbau des embryonalen Körpers einstellt und daher die Variationen geringer und seltener werden." „Als solche regelnde Vorrichtungen haben wir wohl die Korrelation der sich entwickelnden Organe anzusehen."

Es scheint mir, ohne daß es nötig ist, dafür besondere Beispiele auf- und auszuführen, klar zu sein, daß der normale ausgebildete Organismus nicht erreicht werden kann, wenn nicht eine gewisse gesetzmäßige Reihenfolge in der Entwickelung der Organe und ebenso ein gesetzmäßiges Ineinandergreifen der einzelnen Entwickelungsvorgänge vorhanden ist. Strittig kann nur das sein, ob dieses Ineinandergreifen die Folge der Entwickelung jedes einzelnen Organes ist und die Entwickelungsprozesse der einzelnen Organe nur phylogenetisch so geregelt sind, daß sie mit großer Präcision ineinander greifen, oder ob auch während der Entwickelung die einzelnen Anlagen eines Organismus sich gegenseitig in einer Weise beeinflussen, die dazu beiträgt, daß es zur Herausbildung eines normalen ausgebildeten Organismus kommt. Daß vielfach einzelnen Organen und Organkomplexen eine große Selbständigkeit in ihrer Entwickelung zukommt, das ist durch Born's schon citierte Versuche einwandsfrei bewiesen. Man konnte es auch schon vorher aus dem Studium zahlreicher Mißbildungen schließen. Es ist aber durch die Versuche Born's durchaus nicht widerlegt, daß nicht auch eine Beeinflussung der einzelnen Entwickelungsvorgänge durcheinander stattfindet. Man kann auch experimentelle Untersuchungen dafür anführen. So verweise ich nur auf die Möglichkeit, aus einem Ei mehrere Embryonen zu ziehen, wobei freilich zuzugeben ist, daß in diesen Fällen eine reine Kontaktwirkung, keine Wirkung in die Ferne vorliegt[1]). Aber auch solche Fernwirkungen sind einwandsfrei nachgewiesen, wenn man z. B. einem sich entwickelnden Tier die Keimdrüsen nimmt, so hat das einen Einfluß auf die Bildung und das Wachstum der Knochen. Die Epiphysen bleiben länger erhalten (vgl. Sellheim 1899). Wir werden also schon aus diesen Erwägungen zu dem Satze kommen, daß zweifellos die verschiedenen Organe und Organteile während ihrer Entwickelung eine gewisse Selbständigkeit haben und sich, vom Gesamtorganismus abgetrennt, unter entsprechenden Bedingungen bis zu einem gewissen Grade selbständig entwickeln können. Aber ebenso zweifellos wirken die einzelnen Organanlagen während der Entwickelung aufeinander ein, und zwar in einer Weise, welche das Zustandekommen eines normalen Organismus begünstigt. Eine unmittelbare räumliche Einwirkung der benachbarten Teile in diesem Sinne liegt auf der Hand. Fraglich kann wieder nur sein, ob daneben noch andere Einrichtungen bestehen, welche auch eine Einwirkung entfernter Organanlagen aufeinander ermöglichen. Außer durch Experimente, denen ja immer das Mißliche anhaftet, daß sie den normalen Verlauf der Entwickelung stören, können wir, wie schon eingangs hervorgehoben, eine Lösung dieser Frage dadurch anstreben, daß wir den Entwickelungsgrad der Organe des Embryo in den verschiedenen Entwickelungsstadien feststellen und bei der gleichen Art

1) Es sei auch an die Versuche von Spemann (1901 u. 1903) erinnert. Dieser Forscher konnte experimentell nachweisen, daß die Bildung der Linse durch die Retinaanlage ausgelöst wird.

die verschiedenen Entwickelungsstadien und bei den verschiedenen Arten die entsprechenden Stadien miteinander vergleichen. Es wird sich auf diese Weise vielleicht zunächst nichts über die Art und Weise, wie die Entwickelungsvorgänge der verschiedenen Organe aufeinander einwirken, ergeben, aber wir werden erkennen, wie die Entwickelungsvorgänge bei den einzelnen Arten verbunden sind, und weiter, welche Kombinationen sich dann bei den verschiedenen Arten wiederfinden. Bei genauer Beachtung aller Verhältnisse werden wir später auch wohl dazu kommen, Erwägungen darüber anzustellen, auf welche Weise besondere Bindungen zwischen verschiedenen Organanlagen in der Entwickelung zu stande kommen, und wodurch sie bedingt sind. Das Material, um diese Frage zu prüfen, ist bis dahin nicht reichlich.

Auf den hier angedeuteten Weg der Lösung hingewiesen hat freilich schon unser Altmeister Karl Ernst v. Baer. Baer sagt (A. L. I. 1828) von den Embryonen des Hühnchens, „daß, um so jüngere Embryonen wir hier vergleichen, um desto mehr Unterschiede und im Verhältnis zur geringen Ausbildung um desto bedeutenderscheinende würden wir gewahr werden.“ „Das wird für die erste Bildung sehr auffallend, und alle Beobachter machen diese Bemerkung. Würden Embryonen von der Bildungsstufe, wo der Rücken (d. h. das Medullarrohr) sich schließt, [ebenso, aber] bis zu dem Maße der Erwachsenen vergrößert, auf eine Tafel nebeneinander gezeichnet, so würde man, ganz abgesehen von dem langsamen oder rascheren Fortschreiten der gesamten Entwickelung, die größten Unterschiede erkennen und glauben, diese Embryonen könnten nicht zu derselben Form sich ausbilden. Bald ist das Verhältnis des Kopfes zum Rumpfe in einem Individuum viel größer als im anderen; bald sind die Embryonen mit Ausnahme der Wirbelsaite nach der Anlage der Wirbel durchsichtig wie Glas, bald sind sie viel dunkler. Einige sind stärker gekrümmt oder mehr aus der Keimhaut erhoben als andere. In einigen wird man die Wirbelsaite nicht bis zum Ende des Leibes reichen sehen, in anderen werden die Bauchplatten schon im ganzen Umfange kenntlich sein.“ „Noch größer sind die Verschiedenheiten“, sagt v. Baer, „wenn wir weiter zurückgehen, und ich habe schon in der Erzählung der Entwickelungsgeschichte des Hühnchens (§ 11) darauf aufmerksam gemacht, wie verschieden sich der Primitivstreifen gestaltet. Da die Bildung noch auf einer so niedrigen Stufe der Entwickelung steht, daß man nicht viel mehr als Erhebungen und Kügelchen sieht, so erscheinen eben deshalb die Unterschiede um so größer, und man kann kaum begreifen, wie diese Verschiedenheiten zu demselben Resultate führen und wie nicht neben vollkommenen Hühnern zahllose Krüppel entstehen. Da aber die Zahl der Krüppel unter den älteren Embryonen und erwachsenen Hühnern nur sehr gering ist, so muß man zurückschließen, daß die Verschiedenheiten ausgeglichen werden und jede Abweichung so viel möglich zur Norm zurückgeführt wird“ [1]).

Ganz allgemein sagt v. Baer (l. c. p. 5): „Die Ungleichheiten in der Periodicität der Entwickelung sind von doppelter Art: 1) Un-

1) In einer „Normentafel zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse“, welche inzwischen in den Druck gekommen ist, sagt K. Peter (1903), daß auch bei Lacerta agilis die Variabilität in jüngeren Stadien größer erscheint. Er hebt aber hervor, daß die Annahme der größeren Variabilität zum Teil auf einer Täuschung beruht, weil die individuellen Unterschiede jüngerer Keimscheiben mehr ins Auge fallen als die älterer.

gleichheiten im Nebeneinandersein der Erscheinungen, 2) Ungleichheiten im Fortgange der gesamten Entwickelung.

Die Ungleichheiten der ersten Art sind nicht sehr bedeutend. Im allgemeinen findet man, daß Teile um so mehr im gleichen Maße fortschreiten, je enger ihre physiologische Beziehung, namentlich in der Entwickelung selbst ist. Gekröse- und Darmbildung bedingen sich gegenseitig so unmittelbar, daß sie einander nicht voraneilen können. Dagegen steht die Ausbildung des Hirnes und des Darmes weniger in Uebereinstimmung. Am unbestimmtesten schien mir das Verhältnis der allgemeinen Krümmung des Körpers zur übrigen Ausbildung. Zuweilen bildet am Ende des 3. Tages der Hals einen rechten Winkel mit dem Rumpfe, und in anderen Fällen ist um dieselbe Zeit der Rücken vom Hinterhaupte an fast gerade. Augenscheinlich ist aber das Verschwinden von Teilen, deren Wirksamkeit aufgehört hat, den meisten Abweichungen unterworfen. Die Grenzvene habe ich zuweilen am Ende des 5. Tages nicht mehr und in anderen Fällen am 10. Tage noch ganz deutlich erkannt."

Seit v. Baer ist bis in neuere Zeit die Frage von dieser Seite nicht ernstlich in Angriff genommen worden.

In Oppel's Buch, 1891, finden wir einzelne Angaben. Oppel hebt besonders hervor, daß Amnion und Allantois starke zeitliche Verschiebung zeigen. Diese ist in der Tierreihe fortschreitend, doch folgt sie nicht der von der Systematik aufgestellten Reihenfolge. Amnionschluß und Allantoisbildung stehen in einem zeitlichen Abhängigkeitsverhältnis zu einander. Auge, Ohr und Nase stehen sich in ihrem Entwickelungsgrad zu bestimmter Entwickelungszeit untereinander nahe und zeigen im Vergleich zu anderen Organen besonders zeitliche Konstanz. Nahe stehen diesem Verhalten einzelne Entwickelungsabschnitte des Verdauungstractus. Die Körpergröße der Embryonen postembryonal verschieden großer Tiere soll nach Oppel bis in spätere Entwickelungsstadien (z. B. bei Amnioten bis ins Protamniotenstadium) verhältnismäßig sehr geringe Unterschiede zeigen.

Mehnert's Resultate wurden bereits kurz erwähnt; meine eigenen Untersuchungen stimmen im Gegensatz dazu mit v. Baer überein. In der Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Schweines vergleiche ich mit Benutzung der Oppel'schen Tabellen das erste Auftreten des Amnion, den Schluß des Amnion, das erste Auftreten der Allantois, den Beginn des Medullarrohrschlusses, den Schluß des Medullarrohres, das erste Auftreten der Augenblasen, die zeitliche Entwickelung des Ohres, das erste Auftreten des Geruchsorganes, das Durchbrechen der primitiven Rachenhaut, die erste Anlage des uropoëtischen Apparates; schließlich die Körpergröße der Embryonen.

Das Amnion legt sich bei Säugern früh, zum Teil vor dem Auftreten irgend eines anderen Organes, an. Zugleich aber sind nicht unbedeutende Unterschiede im zeitlichen Auftreten des Amnion zwischen im System nahe zusammengehörigen Säugern (z. B. Meerschweinchen und Kaninchen) zu verzeichnen. Das ist wohl schon ein genügender Beweis dafür, daß das Auftreten des Amnion für phylogenetische Spekulation nicht verwendet werden kann, wenn man nicht schon dadurch abgeschreckt ist, daß ein sicher phylogenetisch spät auftretendes Organ ontogenetisch so früh erscheint.

Die bedeutenden Schwankungen des Zeitpunktes des Amnionschlusses warnen davor, diesem einen zu großen Wert beizulegen, zumal das Vergleichungsmaterial gering und unsicher ist.

Die Entstehung der Allantois kann in recht verschiedene Entwickelungsstadien des Embryo fallen. Auch hier finden wir bei den Säugern die Anlage dieses Embryonalorganes, wie die des Amnion, in sehr frühen Stadien, trotzdem es sich um ein phylogenetisch jedenfalls spät entwickeltes Organ handelt. Frühzeitige Anlagen finden wir vor allem wieder beim Meerschweinchen, bei Myotus murinus und beim Menschen; auch beim Schwein und Schaf läßt sich eine sehr frühe Anlage der Allantois beobachten. Eine späte Anlage hat von den darauf untersuchten Säugern nur das Opossum. Sehr bemerkenswerth ist, daß bei den Säugern sich vielfach die mesodermale Wucherung der Allantoisanlage längere Zeit vor dem Auftreten der entodermalen Allantoisanlage zeigt. Das ist z. B. beim Schwein der Fall, am auffallendsten tritt es uns aber beim Meerschweinchen entgegen. Beim Meerschweinchen ist die mesodermale Allantoiswucherung besonders kräftig entwickelt und tritt, wie schon bemerkt, sehr frühzeitig auf. Die entodermale Allantois war lange unbekannt und ich (Keibel 1893) konnte nachweisen, daß dieselbe erst in verhältnismäßig spätem Stadium und sehr rudimentär auftritt. Wir haben hier eine zeitliche Verschiebung in den Komponenten eines Organes vor uns, die unser Interesse in um so höherem Maaße verdient, als solche Verschiebungen innerhalb eines Organes, wie es scheint und wie es schon K. E. v. Baer aufgefallen ist, selten sind. Gerade diese Verschiebung giebt uns nach meiner Meinung einen Hinweis auf die Ursache, welche solchen zeitlichen Verschiebungen, auch der Verschiebung ganzer Organe und Organgruppen, zu Grunde liegt. In hohem Grade bestimmend für das zeitliche Auftreten der Organe erscheint die Funktion. Bei den Säugern hat die entodermale Allantois mehrfach ihre Funktion eingebüßt, so beim Meerschweinchen, daher ihr spätes Auftreten. Es legte sich nun, indem sich die zeitliche Verbindung zwischen mesodermaler und entodermaler Allantois lockerte, die allein und schon frühzeitig in hervorragender Weise funktionierende mesodermale Allantois ganz früh an, die rudimentäre entodermale Allantoisanlage sehr viel später. Es ist dies Verhalten um so auffallender, als man, von der Phylogenie ausgehend, annehmen muß, daß die entodermale Allantoisanlage die primäre ist und erst sekundär die mesodermale Wucherung veranlaßt hat. Mit der hervorragenden funktionellen Bedeutung, welche die mesodermale Anlage mit ihren Gefäßen im Stamme der Säugetiere erhielt, kehrte sich zeitlich die Sache aber schließlich vollkommen um. Ebenso hängt beim Opossum, bei dem nach Selenka's Untersuchungen die Allantois ein rudimentäres Organ ist, ihr spätes Auftreten wohl mit ihrer untergeordneten funktionellen Bedeutung zusammen. Eine kausale Beziehung zwischen Allantoisbildung und Amnionschluß, wie sie Oppel vermutet, möchte ich nicht annehmen.

Der Beginn des Medullarrohrschlusses findet bei den Embryonen verschiedener Wirbeltiere zu sehr verschiedener Zeit statt. Nimmt man hinzu, daß der Punkt der Medullarrinne, von welchem der Schluß zum Rohre ausgeht, ein verschiedener zu sein scheint, so sieht man, daß vorerst die Aussicht gering ist, hier für die Wirbeltiere eine Gesetzmäßigkeit zu finden; im Stamme der Säuger dagegen finden sich Hindeutungen auf weitgehende Uebereinstimmung, welche zur ferneren Berücksichtigung dieses Punktes auffordern.

Die Schweineembryonen, bei welchen der Schluß des Medullarrohres eintritt, stehen einander in ihrem Entwickelungsgrad so nahe, daß wohl das Entwickelungsstadium, in welchem das Medullarrohr

beim Schweine zum Schlusse kommt, als ein individuell nicht sehr schwankendes zu betrachten ist; für andere Tiere liegt nicht genügendes Vergleichungsmaterial vor.

Für die Entwickelung des Auges war das Vergleichungsmaterial in den Oppel'schen Tabellen besonders reichlich, wenn auch freilich der Wert dieses Materials zur Zahl der Tabellen in gar keinem Verhältnis steht. Die ersten Stadien der Augenanlagen fehlen beim Menschen noch. Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Menschen im gleichen Stadium wie beim Schwein. Auffallend ist, daß beim Schaf die erste Anlage des Auges und des Ohres verhältnismäßig viel später erfolgt als bei dem ihm doch nahestehenden Schwein. Bemerkenswert ist auch, daß den übrigen Wirbeltieren gegenüber die Säuger, wie schon Oppel hervorgehoben hat, durch die verhältnismäßig späte Entwickelung der Linse ausgezeichnet erscheinen. Dies Verhalten hat sein Interesse, weil es nahe liegt, auch diese zeitliche Verschiebung innerhalb der Entwickelung eines Organes als durch die Funktionsverhältnisse bedingt zu denken. Das Auge der Säuger tritt erst sehr lange nach seiner ersten Anlage in Funktion; so kann sich der zeitliche Zusammenhang in der Anlage seiner Teile lockern, und die Linse kann sich später anlegen als die Augenblasen. Es sei an dieser Stelle an die interessanten Untersuchungen von Held in den Beiträgen zur Kenntnis des Nervenmarkes von Ambronn und Held (1896) erinnert, welche die Bedeutung der Funktion für die Ausbildung des Nervus und Tractus opticus beweist. Held öffnete bei sogenannten blindgeborenen neugeborenen oder weniger als 3 Tage alten Tieren, bei denen der Markbildungsprozeß im Opticus und den Tractusbahnen noch nicht über die ersten Stadien hinausgekommen ist, auf der einen Seite die Lidspalte und belichtete dann das Auge. Untersuchte er später beide Sehnerven und den centralen Tractus des Opticus, so fand er, daß auf der belichteten Seite die Markbildung weiter vorgeschritten war als auf der Seite, wo das Auge geschlossen blieb. Es läßt sich also durch die vorzeitige specifische Erregung der markhaltig werdenden Leitungsbahn des Auges eine schnellere Markreife derselben erzielen. Es ist hier augenfällig, wie die frühzeitige Funktion einen Entwickelungsvorgang beschleunigt.

Der Schluß des Ohrbläschens beim Schwein findet kurz vor dem ersten Auftreten der Linsenanlage statt, was Oppel's Satz, daß die Einstülpung des Ektoderms zur Linse und die beginnende Ablösung der Linse fast durchweg mit der Ablösung des Ohrbläschens vom Ektoderm erfolgt, widerspricht.

Das Riechorgan scheint bei allen Wirbeltieren als letztes in der Reihe der höheren Sinnesorgane aufzutreten.

Das Durchbrechen der primitiven Rachenhaut ist natürlich nicht als Anlage des definitiven Mundes aufzufassen, wohl aber als das Auftreten eines sekundären Mundes, des Nachfolgers des Urmundes, der zum Teil noch im After sein Dasein fristet. Durch spätere Entwickelungsvorgänge, welche zur Bildung der Mundhöhle mit ihren Organen und zur Entwickelung des definitiven Mundes führen, ist der Ort dieses zweiten Mundes in die Tiefe verlagert worden. Der Durchbruch der primitiven Rachenhaut erfolgt zugleich mit der ersten Anlage des Riechepithels und der Hypophyse. Die Organe des Darmtractus sind um diese Zeit schon verhältnismäßig weit entwickelt. Wir können kaum wagen, aus dem ontogenetischen Zeitpunkte des Durchreißens der primitiven Rachenhaut auf die phylogenetische Urgeschichte

des sekundären Mundes irgend einen Schluß zu ziehen. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß der Durchbruch der primitiven Rachenhaut später erfolgt, als er eintreten dürfte, wenn die Ontogenie hier die Phylogenie zeitlich wiederholte; so hat sich, um nur eins anzuführen, phylogenetisch doch wohl Magen und Leber später entwickelt als der sekundäre Mund, von dessen Auftreten wir uns die Bildung dieser Organe phylogenetisch wahrscheinlich abhängig denken müssen. Auch hier tritt also das in der Phylogenie wahrscheinlich kausal bedingende Organ in der Ontogenie später auf als die Organe, welche es bedingt hat. Daß es auch bei den vorliegenden Verhältnissen am nächsten liegt, für diese zeitliche Verschiebung die Funktion verantwortlich zu machen, braucht kaum angeführt zu werden. Die besonderen Umstände der Entwickelung der Säuger und der meisten Wirbeltiere erfordern eine durchgängige, in den Darm führende Oeffnung erst in späten Entwickelungsstadien; so konnte sich das Durchreißen der Rachenhaut ontogenetisch verzögern; ja so kann es ontogenetisch sogar noch zu sekundärem Verschluß des Oesophagus durch Epithelverschmelzung kommen. Bei Erwägung dieser Fragen darf übrigens nicht vergessen werden, daß die Stelle der primitiven Rachenhaut bei Säugern, wie Carius (1888) und ich (Keibel 1889) gefunden haben, sehr früh kenntlich ist. Da ist es vielleicht richtiger, das erste Deutlichwerden der primitiven Rachenhaut und nicht das Durchreißen derselben als den Zeitpunkt aufzufassen, in welchem der sekundäre Mund sich ontogenetisch anlegt. Es würde dann die Anlage des sekundären Mundes bei Säugern eine außerordentlich frühzeitige sein, was, zusammengehalten mit dem späten Eintreten der Funktion, für ein hohes phylogenetisches Alter des sekundären Mundes spricht, wie man ein solches ja auch aus vergleichend-anatomischen Gründen anzunehmen hat.

Der After ist phylogenetisch wohl das älteste Organ der Wirbeltiere, da es kaum zweifelhaft sein kann, daß er als ein umgestalteter Teil des Urmundes aufgefaßt werden muß. Er wird in seiner allerersten Anlage als Kloaken oder Aftermembran im Endbereiche des Primitifstreifens auch bei den Säugern noch außerordentlich frühzeitig kenntlich. Seine definitive Ausgestaltung und sein Durchbrechen erfolgt aber erst sehr spät. Daß es vielfach erst so spät zur Herausbildung eines funktionsfähigen oder doch mindestens durchgängigen Afters kommt, hängt jedenfalls damit zusammen, daß der After in diesen Fällen erst so spät gebraucht wird. So erkennen wir auch hier wieder die Funktion als bedeutungsvoll für die zeitlichen Verschiebungen in der Ontogenie.

Die Vergleiche über die erste Anlage des uropoëtischen Apparates, auf den ich übrigens noch einmal in anderem Zusammenhange komme, der Haare, der Milchdrüsenanlagen, des Skelettes, des Herzens und anderer Organe ergaben mir bis dahin keine allgemeineren Gesichtspunkte. — Was die Unterschiede in der Körpergröße der Amnioten anlangt, welche ja nach Oppel erst in dem beginnenden Reptilien-, Vogel-, Säugetierstadium, nicht aber in ihrem gemeinsamen Protamniotenstadium zur Ausbildung kommen sollen, so fehlt für mich mit der Möglichkeit, diese Stadien abzugrenzen, die Möglichkeit, Oppel auf dieses Gebiet zu folgen.

Ueberhaupt aber sind all die Feststellungen, welche ich hier gegeben habe, erst als Anfänge anzusehen. Ich habe in der Normentafel „Zur Entwickelungsgeschichte des Huhnes“ auf eine Durchführung ausführlicher Vergleichungen mit dem Entwickelungsgrad der Organe anderer Wirbeltiere verzichtet und möchte auch hier in der

allgemeinen Vergleichung nicht weitergehen. Die in den nächsten Jahren herauskommenden Normentafeln anderer Wirbeltiere werden es erlauben, auf breiterer Basis zu arbeiten. Für die Vögel speciell ist inzwischen schon weiteres wertvolles Material durch K. ABRAHAM (1901) beigebracht worden. ABRAHAM untersuchte die Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus) und giebt in seiner Arbeit nicht nur eine größere Anzahl von Tabellen über den Entwickelungsgrad der Organe, sondern führt auch den Vergleich mit dem Huhn und, soweit das möglich, mit anderen Vogelarten durch. Da nun Huhn und Papagei im System ziemlich entfernt stehen, werden seine Resultate wenigstens für die Vögel eine allgemeinere Bedeutung beanspruchen dürfen. Es ergab sich, daß trotz zahlreicher Differenzen im einzelnen in den Grundzügen die Entwickelung von Huhn und Papagei doch parallel geht, und daß auch bezüglich des Entwickelungsgrades der Organe in den verschiedenen Stadien beide Arten sich nicht sehr weit von einander entfernen. Es wird sich dieser Satz, wovon ich mich auch durch zahlreiche Stichproben bei anderen Vogelarten überzeugt habe, wohl verallgemeinern lassen, und wenn, was mir offenbar der Fall zu sein scheint, diese Gleichartigkeit bei Vögeln in höherem Grade hervortritt als z. B. bei Säugern, so dürfte das darin liegen, das die Verhältnisse während der ersten embryonalen Entwickelung bei Vögeln viel gleichartiger sind als bei den Säugern. Daß bei verschiedenen Hühnerrassen sich kaum bemerkenswerte Differenzen in dem Entwickelungsgrad der Organe ergeben werden, erhellt daraus, daß sich eine Anzahl von Tabellen, welche nach Embryonen von Zwerghühnern entworfen waren, ohne irgend besondere Schwierigkeiten zwischen die anderen, alle nach Embryonen von rebhuhnfarbigen Italienern entworfenen Tabellen einreihen ließen.

Von den Abweichungen, welche Huhn und Papagei zeigen, sei nur weniges hervorgehoben. Der Schluß des Medullarrohres ist bei Papageiembryonen von 10—16 Ursegmenten vollendet, während er bei Hühnerembryonen erst erfolgt, wenn 17—21 Ursegmente angelegt sind. Die Gehirnhemisphären sind beim Papagei schon am 8. Tage der Bebrütung relativ stärker entwickelt, als beim Huhn. Dagegen macht die Bildung des Auges beim Huhn schon in den frühesten Stadien raschere Fortschritte, als beim Papagei. Später wird das noch auffälliger. Besonders sind die Angaben über die Entwickelung der Nervenfaserschicht, die Anlage der Cornea und des Thränennasenganges interessant. Das Auge des Papageiembryo bleibt übrigens nicht nur im Tempo der Entwickelung zurück, sondern auch in seiner Größe. Das fällt schon bei einem flüchtigen Vergleich auf. Da es mir wünschenswert erscheint, daß nicht nur in den Normentafeln, sondern daß, wo sonst irgend interessantes Material vorliegt, Aufnahmen über den Entwickelungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwickelung gemacht werden [1]), führe ich hier zunächst die Form der von mir gegebenen Tabellen an einigen Beispielen vor. Die Tabellen sind mit einigen Aenderungen nach dem

1) In den Arbeiten einiger Autoren finde ich bereits solche Tabellen aufgestellt, so bei BEARD (1896), der das Vorkommen eines vergleichbaren Stadiums (critical stage) in der Entwickelung aller Wirbeltiere nachweisen will, und der in anderen Schriften (BEARD 1897 und 1897*) die Zeitdauer, in der sein kritisches Stadium bei Säugern erreicht wird, mit der Dauer der Trächtigkeit in Beziehung zu bringen sucht. Bei BEARD 1897 finden wir Tabellen von Trichosaurus vulpecula, bei HILL (1897) Tabellen von Perameles nasuta und obesula; doch wäre es sehr erwünscht, daß, wenn möglich, stets eine größere Anzahl von Tabellen gegeben würde.

Vorbilde der Oppel'schen aufgestellt. Ich gebe 3 Tabellen über den Entwickelungsgrad der Organe aus der Normentafel für die Entwickelungsgeschichte des Huhnes von Keibel und Abraham.

Dann möchte ich noch hervorheben, daß außer der Bedeutung für die großen Fragen der Phylogenie und der Korrelation auch noch andere Vorteile aus der Aufstellung der Tabellen entstehen. Die rein

Bez.	Maße	Alter	Körperform	Primitivstreif	Urwirbel	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
41. S. N. 359.	Gr. L. 5,2 mm	3 Tage (72 Stdn.)	Das Kopfende ist auf die linke Seite gedreht. Noch keine Schwanzknospe.	Geringe Reste.	25		Medullarrohr geschlossen. Dach des 4. Ventrikels durchscheinend.	Sekundäre Augenblasen. Linsengruben.	Ohrgruben noch ziemlich weit offen.	Noch keine Nasenanlage nachweisbar.	Hypophysentasche.
42. S. N. 352.	Gr. L. 6,8 mm	2 Tage (48 Stdn.)	Das Kopfende ist auf die linke Seite gedreht. Noch keine Schwanzknospe.	Nicht mehr nachzuweisen.	25—26		Geschlossenes Medullarrohr.	Sekundäre Augenblasen. Weiter Augenstiel. Tiefe Linsengruben, deren hintere Wand verdickt ist.	Ohrgrübchen hat noch eine weite Oeffnung.	Geringe ektodermale Verdickung.	Hypophysentasche.
43. S. N. 423.	Gr. L. 6,3 mm	2 Tage 7 Stdn. (55 Stdn.)	Das Kopfende ist auf die linke Seite gedreht. Schwanzknospe im Entstehen. Nackenbeuge beginnt.	Kleiner Rest.	26—27		Medullarrohr geschlossen.	Sekundäre Augenblasen. Linsengruben offen, ihre hintere Wand stark verdickt.	Ohrbläschen nur noch wenig offen.	Flaches Nasenfeld.	Hypophysentasche.

praktischen liegen ja auf der Hand. Will man jetzt, nachdem die Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte des Schweines und des Huhnes erschienen sind, irgend ein Organ dieser Tiere auf einer bestimmten Entwickelungsstufe untersuchen, so braucht man nicht lange herumzutasten; man schlägt die Tabellen nach und weiß sofort, welche Entwickelungsstadien man braucht. Bei seltenerem Material

Mund	Verdauungstractus, Leber und Pankreas	Kiementaschen, Thyreoidea, Thymus, Trachea und Lungen	Urogenitalsystem	Herz und Gefäße	Integument	Skelett	Extremitäten	Amnion	Allantois	Bemerkungen
Mundbucht. Rachenhaut noch nicht gerissen.	Hintere Darmbucht 60 μ lang. Cranialer und caudaler Lebergang angelegt.	Die 3. Kiementaschen erreichen das Ektoderm noch nicht.	Der rechte WOLFF-sche Gang beginnt im Bereich des 6. Urwirbels, der linke im Bereich des 7.—Unterbrechungen. Streckenweise ein Lumen.	S-förmiger Herzschlauch. Aorta eine kurze Strecke unpaarig. 1. und 2. Arterienbogen gut ausgebildet, der 3. angelegt.				Reicht bis zum 13. Urwirbel.	Allantoisbucht wie GASSER (74) Fig. 4.	Sublimat-Eiessig, Boraxkarmin; 10 μ. In der Entwickelung zurückgeblieben.
Mundbucht. Rachenhaut noch nicht gerissen.	Hintere Darmbucht beginnt sich zu bilden. Cranialer und caudaler Lebergang ohne Sprossen.	Die 3. Kiementaschen erreichen das Ektoderm noch nicht. Die Anlage der medialen Thyreoidea noch nicht kenntlich.	Die WOLFF-schen Gänge haben durchweg ein Lumen.	S-förmiger Herzschlauch. Aorta eine Strecke unpaarig. 1. und 2. Arterienbogen deutlich, 3. in Bildung.				Reicht bis zum 8. Urwirbel.		Sublimat-Eiessig, Boraxkarmin; 15 μ.
Mundbucht. Rachenhaut noch nicht gerissen.	Sehr geringe hintere Darmbucht, wie GASSER (74) Fig. 2. Cranialer und caudaler Lebergang.	1., 2., 3. Kiementaschen erreichen das Ektoderm. Erste Anlage der medialen Thyreoidea.	WOLFF-sche Gänge zum größten Teil hohl.	S-förmiger Herzschlauch. 1., 2., 3. Arterienbogen.			Eben angelegt.	Bis zur Mitte des Körpers geschlossen.	Allantoisbucht wie bei GASSER (74) Fig. 2. Hinter der Allantois noch eine zweite kleine Ausstülpung.	Sublimat-Eiessig, Boraxkarmin; 10 μ. Sagittalserie.

ermöglicht das Aufstellen von Tabellen, auch vereinzelte Beobachtungen gut verwertbar festzulegen. Aber es sind nicht praktische Vorteile allein, welche die Untersuchung des Entwickelungsgrades der Organe bringt. Die Tabellen geben auch einen Maßstab für die individuelle Variation. Um diese zu prüfen, wurde bei der Ausarbeitung der Normentafel für die Entwickelungsgeschichte des Huhnes folgendes Verfahren eingeschlagen. Es wurden zunächst eine größere Zahl von Tabellen (92) aufgestellt und geordnet, dann wurden 41 weitere Embryonen teils von der gleichen Sorte (rebhuhnfarbige Italiener), teils von einer Zwergrasse studiert, in Serien zerlegt und Tabellen von ihnen aufgestellt. Diese neuen Tabellen wurden mit den schon vorhandenen verglichen und in ihre Reihe eingeordnet. Die Einordnung gelang ohne Schwierigkeiten, woraus zu ersehen war, daß die Variation im Entwickelungsgrad der Organe sich beim Huhn doch nur in mäßigen Grenzen hält. Die Tabellen geben also einen gewissen Maßstab für die Größe der Variation, an dem es bis dahin vollkommen fehlte. Natürlich einen willkürlichen Maßstab, aber jeder Maßstab ist willkürlich. Man kann die Tabellen in dieser Hinsicht mit Sieben vergleichen. Wie durch die Maschen eines Siebes Partikel aller möglichen Größe hindurchgehen bis zu einem gewissen Maximum, das durch die Maschenweite des Siebnetzes bestimmt ist, so bleiben bei den Tabellen alle unzähligen Unterschiede unter einer gewissen Größe unberücksichtigt. Je nachdem man die Tabellen mehr oder weniger ine einzelne gehend aufstellt, macht man sozusagen die Maschen des Netzes enger oder weiter. Wie es sich empfiehlt, einen Haufen groben Sand nicht gleich mit den feinsten Sieben durchzusieben, sondern erst Siebe mit größeren Maschen zu nehmen und dann vielleicht für das, was durch diese Siebe hindurchgegangen ist, noch feinere Siebe anzuwenden, so empfiehlt es sich, bei der Aufstellung und Ausarbeitung der Tabellen nicht sofort ins Detail zu gehen. Eine Wiedergabe der unübersehbaren Mannigfaltigkeit, welche wir, wie bei jedem Naturobjekt, in den Embryonen vor uns haben, ist schon aus logischen Gründen unmöglich, es wäre also geradezu ein Fehler, sie anzustreben.

Dafür, daß die Feststellung des Entwickelungsgrades der Organe auch über andere Fragen Aufschluß geben kann, seien auch die Arbeiten meiner Schüler Weber (1897) und Hildebrandt (1902) angeführt.

Es war eine sehr verbreitete Ansicht, daß bei Säugerembryonen die Urniere eine Zeit lang funktioniere und dann durch die bleibende Niere abgelöst werde. Weber's Arbeit beweist, daß das für die Mehrzahl der untersuchten Säuger nicht der Fall ist. Bei der Maus zeigte sich die Urniere außerordentlich rudimentär, in keinem Stadium von 4—6 mm Länge gelang es, Glomeruli in der Urniere nachzuweisen. Die Urniere der Maus funktioniert also sicher nicht, und somit können erst die ziemlich spät auftretenden Glomeruli und Tubuli contorti der Dauerniere eine Urinsekretion einleiten. Beim Meerschweinchen und beim Maulwurf treten vor Ausbildung der Dauerniere Involutionserscheinungen an der Urniere auf, und das gleiche gilt für den Menschen. Schon bei 22 mm langen Embryonen beginnt die Rückbildung der Urniere, und erst 30 mm lange Embryonen haben Glomeruli in der Dauerniere aufzuweisen. Dabei ist noch garnicht berücksichtigt, daß wir kaum berechtigt sind, von den kleinen, noch in starkem Wachstum begriffenen Malpighi'schen Körperchen mit ihrem hohen Epithel

auf den Gefäßschlingen eine funktionelle Leistung von Belang anzunehmen. — Anders liegen die Dinge bei den Schweineembryonen; hier treten die Glomeruli in der Dauerniere bei 25 mm langen Embryonen auf, lange bevor die Involution der mächtigen Urniere beginnt. Die Untersuchung des Entwickelungsgrades des Organes hat also gezeigt, daß bei Maus, Meerschweinchen, Maulwurf und beim Menschen keineswegs jene allmähliche Ersetzung des Mesonephros durch den Metanephros eintreten kann, welche man allgemein anzunehmen geneigt war. Wir werden weiter aus diesen Beobachtungen schließen dürfen, daß bei jenen Tieren, bei denen, wie bei den eben genannten, ein mehr oder weniger beträchtlicher Zeitraum zwischen der Involution der Urniere und der Herausbildung einer funktionstüchtigen Dauerniere liegt, die Urniere überhaupt nicht funktioniert. Es ist nämlich nicht wohl anzunehmen, daß eine Unterbrechung in der Harnsekretion eintreten kann. Ob beim Schweineembryo die Urniere funktioniert und allmählich durch die in Funktion tretende Dauerniere ersetzt wird, läßt sich auf dem Wege des Vergleiches des Entwickelungsgrades der Organe nicht entscheiden und soll hier nicht erörtert werden.

Wie durch die Arbeit von S. Weber Licht in die vielumstrittene Frage nach der fötalen Sekretion der Urniere des Menschen und einiger Säuger gebracht wurde, löste die Untersuchung Hildebrandt's zahlreiche Widersprüche, welche sich über die Leberentwickelung der Vögel in der Litteratur fanden. Hildebrandt zeigte, daß die besondere Form und Ausdehnung der am cranialen Umfang des Darmnabels gelegenen Leberanlage davon abhängt, wie weit der Darm zur Zeit ihres Auftretens bereits geschlossen ist, also von ihrer Lage zur Umschlagsstelle des Darmes auf den Dotter.

„Man kann zwei extreme Typen unterscheiden, den einen, bei welchem die ganze Leberanlage von dem bereits geschlossenen Darm ausgeht (Typus A), den andern, bei welchem sie von dem noch auf dem Dotter ausgebreiteten Teile des Entoderms ihren Ursprung nimmt (Typus C); im letzteren Falle erscheint sie natürlich paarig."

„Zwischen diesen extremen Typen kommen alle nur denkbaren Uebergangsformen vor."

Die Differenzen in den Ansichten der Autoren erklären sich daraus, daß fast jeder derselben auf eine etwas andere Form der ersten Leberanlage gestoßen ist, und daß man sogar Formen, welche extrem verschiedenen Entwickelungstypen angehörten, voneinander abzuleiten versuchte.

Dadurch also, daß er den Entwickelungsgrad des Darmes bei verschiedenen Embryonen zur Zeit des Auftretens der ersten Leberanlage feststellte, und indem es ihm so gelang, „ganz verschiedene Entwickelungstypen aufzufinden, zwischen welchen sich eine ununterbrochene Reihe von Uebergangsformen nachweisen ließ", konnte Hildebrandt „die Befunde aller Autoren untereinander und mit den seinigen in Einklang bringen, und so die Leberentwickelung beim Vogel vollkommen klarlegen".

Wie für die eben herangezogenen Fragen, für die nach der Sekretion der Urniere bei Säuger- und Menschenembryonen und für die der Leberentwickelung bei Vögeln, dürfte sich die Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwickelung der Wirbeltiere auch für manche anderen bewähren, und so kann ich dieses Kapitel wohl mit dem be-

rechtigten Wunsche schließen, daß entsprechende Untersuchungen trotz ihrer Beschwerlichkeit in ausgedehnterem Maße angestellt werden als vordem.

Litteratur

(soweit sie im allgemeinen Verzeichnis nicht aufgeführt ist).

Abraham, Karl. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus). Anat. Hefte.* **1901** *und Freiburger med. Diss. Wiesbaden* **1901.**

Ambronn und **Held.** *Beiträge zur Kenntnis des Nervenmarks. Held: III. Ueber experimentelle Reifung des Nervenmarks. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1896.**

Beard, John. *On certain problems of vertebrate embryology. Jena. G. Fischer.* **1896.**

— *The birth-period of Trichosurus vulpecula. Zool. Jahrb. Bd. XI.* **1897.**

— *The span of gestation and the cause of birth. Jena. G. Fischer.* **1897.**

Born, G. *Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv Entw.-Mech. Bd. IV.* **1897.** *Auch als Buch erschienen.*

Carius, F. *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Med. Diss. Marburg* **1888.**

Fischel, A. *Ueber Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrb. Bd. XXIV.* **1896.**

Hegar, A. *Die Beziehungen der Keimdrüse zu den sekundären Geschlechtscharakteren. Hegar's Beitr. zur Geburtshilfe u. Gynäkol. Bd. VII.* **1903** *und separat als: Korrelationen der Keimdrüsen und Geschlechtsbestimmung. Freiburg* **1903** *bei Speyer u. Kaerner.*

Held *siehe Ambronn und Held.*

Hertwig, O. *Aeltere und neuere Entwickelungstheorieen. Rede, gehalten zur Feier des Stiftungstages der militärärztlichen Bildungsanstalten am 2. August 1892. Berlin* **1892.**

Hildebrandt, W. *Die erste Leberentwickelung beim Vogel. Anat. Hefte. Bd. XX.* **1903.** *Auch Freiburger med. Diss. Wiesbaden* **1902.**

Hill, J. P. *The placentation of Perameles. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL.* **1897.**

His, W. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig* **1874.**

— *Die Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomieen. Archiv Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1892.**

— *Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaften der Gewebe. Ebenda.* **1901.**

Keibel, Franz. *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Archiv Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1889.**

— *Ueber die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens u. s. w. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

— *Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. Ergebn. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. VII.* **1898.**

Mehnert, E. *Die individuelle Variation des Wirbeltierembryo. Morph. Arb. Bd. V.* **1895.**

Müller, Fritz. *Für Darwin. Leipzig* **1864.**

Oppel, Albert. *Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren. Jena. G. Fischer.* **1891.**

Peter, Karl. *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. Jena* **1903.**

Roux, W. *Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. VII. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anat. Hefte.* **1893** *und Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik. Bd. II. p. 818.*

Sellheim, Hugo. *Kastration und Knochenwachstum. Hegar's Beitr. zur Geburtshilfe u. Gynäkol. Bd. II.* **1899.**

Semon, Richard. *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Jena* **1901.**

Spemann, Hans. *Ueber Korrelationen in der Entwickelung des Auges. Verh. der Anat. Ges.* **1901.**

— *Ueber Linsenbildung bei defekter Augenblase. Anat. Anz. Bd. XXIII.* **1903.**

Weber, Siegfried. *Zur Entwickelungsgeschichte des uropoëtischen Apparates bei Säugern mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere. Morphol. Arb. Bd. VII.* **1897** *und Freiburger med. Diss. Jena* **1897.**

Weismann, A. *Vorträge über Descendenztheorie. Jena. G. Fischer.* **1902.**

Zehntes Kapitel.

Ueber die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie.

(Das biogenetische Grundgesetz, Palingenese und Cenogenese.)

Von

Oscar Hertwig.

In den drei Bänden des vorliegenden Handbuchs hat vorwiegend die vergleichende Entwickelungslehre der einzelnen Organsysteme und einzelner Gewebe eine ausführliche, zusammenfassende Bearbeitung erfahren. Hiermit ist das Gesamtgebiet der „Entwickelungslehre“, wenn wir das Wort in seiner allgemeinsten Bedeutung erfassen, indessen noch nicht erschöpft; um es seinem ganzen Inhalt nach darzustellen, müßten noch manche Kapitel allgemeineren Inhalts hinzugefügt werden. So würde an die Lehre von den Geschlechtszellen und von der Befruchtung als Ergänzung ein Kapitel von der Zeugungs- und Vererbungstheorie anzuknüpfen sein. Die Frage nach den Ursachen des Entwickelungsgeschehens, welche, vielfach aufgeworfen, zu besonderen Experimenten und Untersuchungen Anlaß gegeben hat, würde sich gleichfalls heranziehen lassen und uns auf neue Forschungsgebiete, die zum Teil erst im Beginn des Anbaues begriffen sind, führen. In naher Beziehung steht ferner die Entwickelungslehre zur Descendenztheorie und zu vielen mit ihr wieder zusammenhängenden Fragen.

Wenn nach allen diesen Richtungen die Aufgabe des Handbuchs hätte ausgedehnt werden sollen, so hätte sein Umfang noch ein erheblich größerer werden müssen; dann würden aber auch die noch hinzugefügten allgemeinen Teile mehr den Charakter eines Handbuchs der allgemeinen Biologie haben annehmen müssen. Hierauf ist in Anbetracht der Größe und nicht geringen Schwierigkeit der Aufgabe von vornherein von der Redaktion verzichtet worden. Dagegen schien es wohl am Platze und auch wünschenswert, auf einige allgemeine Fragen und Beziehungen zu anderen Wissensgebieten, die mit der vergleichenden Entwickelungslehre in besonders naher Beziehung stehen und daher auch in den vorausgegangenen Kapiteln häufiger haben berührt werden müssen, noch in Kürze einzugehen.

Das Schlußkapitel wird daher über die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie (über das biogenetische Grundgesetz, über Palingenese und Cenogenese) handeln. —

Vergleichende Anatomie und vergleichende Entwickelungsgeschichte sind zwei Schwesterwissenschaften, welche in den innigsten Beziehungen zu einander stehen, in ihren Aufgaben sich gegenseitig ergänzen und dem gleichen Ziel zustreben. Man hat öfters darüber gestritten, welcher der beiden Schwestern der Vorrang vor der anderen gebühre und welcher die Lösung der wichtigeren Aufgabe zugefallen sei. In meinen Augen ist dieser Streit ein müßiger, da eine jede der beiden Wissenschaften Aufgaben, die nur ihr eigentümlich sind, zu lösen und so eine jede in ihrer Art zur Vollendung des Ganzen beizutragen hat, welches ohne ihre Mitwirkung lückenhaft bleiben würde.

Allerdings haben beide Schwestern historisch eine verschiedene Entwickelung genommen. Die vergleichende Anatomie ist die viel ältere von beiden, sie hat das Interesse an dem vergleichenden Studium der Organismen zuerst geweckt schon zu einer Zeit, wo es eine eigentliche Wissenschaft von der Entwickelung eines Organismus kaum gab; sie hat daher die wissenschaftlichen Methoden und Aufgaben der Vergleichung überhaupt erst ausgebildet und als etwas Fertiges ihrer jüngeren Schwester überliefert, die sich ihrer dann auch bald zu bedienen begann. Und nun hat rasch die Entwickelungslehre das Versäumte nachgeholt und für ihre Aufgaben so viele Forscher an sich gezogen, daß während mehrerer Jahrzehnte der Entwickelungsgang, welchen die Morphologie genommen hat, unter ihrem Zeichen stand. In Zukunft werden beide sich nebeneinander weiter zu entwickeln haben, zur Erfüllung der ihnen beiden gemeinsamen Aufgabe, bei welcher keine die andere entbehren kann.

Ihre gemeinsame Aufgabe aber ist eine ähnliche, wie in anderen Naturwissenschaften, nämlich die Gesetzmäßigkeiten festzustellen, welche uns in der bunten Formenwelt der Organismen entgegentreten; sie schließt sich hierbei am nächsten an die Aufgaben des Chemikers an, welcher uns mit den Gesetzmäßigkeiten im Bau der chemischen Körper bekannt macht. Nun ist allerdings der Chemiker im stande, seine Aufgabe in einer viel vollendeteren Weise durchzuführen als der Morphologe; er kann durch Analyse in die Gesetze des Aufbaues der chemischen Körper so weit eindringen, daß er sich auch in den Stand gesetzt sieht, sie wieder künstlich aus den einfacheren Bausteinen durch Synthese neu zu bilden und also selbst chemische Individuen, sogar solche, die ohne seine schöpferische Thätigkeit in der Natur gar nicht existieren würden, sondern nur nach Naturgesetzen möglich sind, künstlich herzustellen. Der Morphologe dagegen ist einer unendlich schwierigeren Aufgabe gegenübergestellt; denn bei der Zergliederung gelangt er bald an einer Grenze an, über welche weiter hinauszudringen sich ihm kaum der Schimmer einer Möglichkeit eröffnet, obwohl das Ziel seiner Anatomie des tierischen Organismus nur zum kleinsten Teil und selbst auf mikroskopischem Gebiete nur im Allergröbsten erreicht ist. Er ist daher zur Zeit auch nicht im stande, einen lebenden Organismus künstlich zu erschaffen, wie der Chemiker chemische Körper auf Grund seiner viel vollendeteren Erkenntnis bildet.

Wie verfährt nun der vergleichende Anatom und wie verfährt der Embryolog, um die Gesetzmäßigkeiten in der Formenwelt der Organismen festzustellen?

Der Anatom, indem er sich mit dem vergleichenden Studium des Baues der ausgebildeten Organismen beschäftigt, findet, daß viele von ihnen sehr gleichartig gebaut sind, daß sie Organe von gleicher Funktion und Struktur in der gleichen Lage und Verbindungsweise besitzen. Alle Tiere von übereinstimmendem Bauplan faßt er dann im System zu einem Formenkreis zusammen, und da in einem größeren Formenkreis sich wieder Unterschiede in der genaueren Ausführung des Planes, in der Variierung der Organe, durch Ausfall oder Hinzutritt neuer, mehr oder minder untergeordneter Teile ergeben, unterscheidet er in ihm wieder besondere engere Formenkreise. Auf diesem Wege kommt er zur systematischen Anordnung der Tiere in Stämmen, Klassen, Ordnungen und Familien. So hat er sich auch den Begriff vom Stamm der Wirbeltiere gebildet, aus dem wir in der weiteren Darstellung für gewöhnlich unsere Beispiele nehmen werden.

Organe, die in Bau und Zusammensetzung, in der Lage und Anordnung und Beziehung zu anderen Nachbarschaftsorganen bis zu einem bestimmten Grade übereinstimmen und daher gewöhnlich auch die gleiche Funktion und Verwendung im Organismus darbieten, bezeichnet der vergleichende Anatom als einander **homolog.** Als wichtiges Merkmal für die genauere Feststellung des Begriffes hat später der Embryolog noch eine Uebereinstimmung in ihrer Entwickelungsweise hinzugefügt. Alle Merkmale, durch welche wir uns bei Feststellung einer Homologie leiten lassen, haben etwas Flüssiges, wie oben durch den Zusatz bis zu einem bestimmten Grade ausgedrückt wurde. Größe, Form und Zusammensetzung der Organe können in gewissen Grenzen variieren; auch ihre Entwickelung kann Modifikationen darbieten; die Funktion kann in Ausnahmefällen durch eine andere (Funktionswechsel) ersetzt werden. Dementsprechend kann man verschiedene *Grade der Homologie* unterscheiden und von einer kompletten und inkompletten Homologie reden.

In den letzten Jahrzehnten ist es häufig Sitte geworden, mit *dem Begriff der Homologie auch den Begriff gemeinsamer Abstammung* zu verbinden. Als homolog will man dann nur solche Organe gelten lassen, von denen man glaubt annehmen zu dürfen, daß sie Erbstücke gemeinsamer Vorfahren sind. Mir scheint dieser Zusatz anstatt eines Gewinnes lediglich eine Erschwerung in der Handhabung des Homologiebegriffes zu sein. Denn der Nachweis gemeinsamer Abstammung ist eine Forderung, die in praxi außerordentlich schwer zu erfüllen ist. Außerdem führt uns die Forderung in einen circulus vitiosus. Da ich auf den ersten Punkt an späterer Stelle zurückkommen werde, will ich hinsichtlich des zweiten nur bemerken, daß die vergleichende Anatomie und die Entwickelungsgeschichte uns ja allein das wissenschaftliche Material liefern, auf Grund dessen wir ein natürliches System der Tiere errichten und Hypothesen über Abstammungsverhältnisse aufstellen können. Die Feststellung einer Homologie kann daher selbst nicht wieder von einem Verhältnis abhängig gemacht werden, das ich erst auf Grund von Homologieen als etwas Hypothetisches erschlossen habe. Die Homologie ist ein durch Vergleichung gewonnenes Denkergebnis, das unter allen Umständen zu Rechte besteht, mag die Homologie in gemeinsamer Abstammung oder in Gesetzmäßigkeiten, nach welchen sich die Formbildung der Organismen vollzieht, ihre Erklärung finden. Die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte können sich

in der Feststellung ihrer Ergebnisse nicht einseitig binden, wie es geschehen würde, wenn wir in den Homologiebegriff die Frage nach der Abstammung aufnehmen wollten. Es können daher die vergleichend-anatomischen Methoden auch nicht direkt als phylogenetische bezeichnet werden, wie schon in der historischen Einleitung (Bd, I, Teil 1, p. 57) hervorgehoben wurde.

Bei der Erkenntnis der Homologieen führt uns die anatomische Vergleichung noch zu einem weiteren wichtigen Ergebnis. Es lassen sich die homologen Organe auf Grund ihrer Besonderheiten in Struktur und Ausbildung, also auf Grund ihrer zahlreichen Modifikationen in Reihen anordnen, in denen wieder ein gesetzmäßiges Verhältnis zum Ausdruck gebracht wird. Als Beispiele nehme ich das Achsenskelett, den Darmkanal, das Herz, die Nieren der Wirbeltiere.

Vom Achsenskelett lehrt uns die vergleichende Anatomie, daß es uns in den verschiedenen Abteilungen in 3 Ausbildungszuständen entgegentritt, die als häutiger, knorpeliger und knöcherner unterschieden werden. Die häutige Form des Achsenskeletts, aus Chorda und skeletogenem Gewebe bestehend, ist die einfachste; sie ist als bleibende Einrichtung nur den im System am tiefsten stehenden Wirbeltieren, dem Amphioxus und den Cyclostomen, eigentümlich und ist daher naturgemäß an den Beginn der Reihe zu stellen, in welcher wir die homologen Organe anordnen können. Die knorpelige Wirbelsäule, welche in reiner Form nur bei den Selachiern beobachtet wird, ist der häutigen gegenüber ein fortgeschrittener Zustand, da das mechanisch minder wichtige, häutige Gewebe in der Umgebung der Chorda durch Knorpel ersetzt und hiermit zugleich eine Gliederung in Wirbelkörper und Wirbelbögen verbunden ist. Und als ein neuer Fortschritt erscheint bei den höher organisierten Wirbeltieren eine knöcherne Wirbelsäule am Gipfel der Reihe, indem an Stelle des Knorpels jetzt das Knochengewebe getreten ist. Da außerdem diese 3 Zustände des Achsenskeletts sich durch mannigfache Uebergangsformen verknüpft finden, ist es nicht schwer, in Gedanken den einen in den anderen überzuführen und so gewissermaßen die durch künstliche Anordnung gewonnene Reihe der homologen Organe zu einer scheinbar genetischen zu machen.

In diesem Sinne kann der vergleichende Anatom aus den Ergebnissen seiner Vergleichung sich bei den meisten Organsystemen Entwickelungsreihen konstruieren. Der Darmkanal tritt ihm bei den Cyclostomen als kurzes ungegliedertes Rohr entgegen, das in geradem Verlauf die Leibeshöhle durchsetzt; bei den Fischen stärker in die Länge gewachsen als der zur Aufnahme dienende Raum, hat der Darm eine einfache Schlinge gebildet und ist zugleich in mehrere Abschnitte gesondert; bei den übrigen Wirbeltieren endlich hat ein noch beträchtlicheres Längenwachstum dazu geführt, daß er in vielen Windungen die Leibeshöhle erfüllt.

Das Herz ist bei Cyclostomen und Fischen ein einfacher, durch eine Einschnürung in Kammer und Vorkammer gesonderter Schlauch; bei Amphibien und Dipneusten zeigt es durch unvollständige Ausbildung von Scheidewänden den Beginn einer Sonderung in eine linke und eine rechte Herzhälfte. Und bei den Amnioten ist diese Sonderung fast oder ganz vollkommen durchgeführt, womit auch eine Trennung des aus dem Herzen entspringenden Truncus arteriosus in Aorta und Pulmonalis und die Scheidung des Blutkreislaufes in einen Lungen- und in einen großen Körperkreislauf verbunden ist.

In einer Reihe niederer und höherer Formzustände, die sich in gleicher Weise wie beim Achsenskelett der häutige, knorpelige und knöcherne Zustand aneinander schließen, lassen sich die Harnorgane der Wirbeltiere, als Vorniere, Urniere und Nachniere anordnen. Ein Gleiches läßt sich in mehr oder minder prägnanter Weise fast für jedes Organsystem durchführen.

Der vergleichende Anatom bezeichnet nun die einfachste Form, welche er an den Anfang der Reihe der verschiedenen Zustände eines Organs stellt, als seine Grund- oder Urform, von welcher er die übrigen durch Um- und Fortbildung, eventuell auch Rückbildung, durch Annahme neu hinzutretender Komplikationen ableitet. Als ein besonders geeignetes Objekt, an welchem sich eine derartige vergleichend-anatomische Untersuchungsweise bis in viele Einzelheiten durchführen läßt, bietet sich das Skelettsystem der Wirbeltiere dar. Wie uns die meisterhaften Untersuchungen Gegenbaur's gelehrt haben, sind die zahlreichen Formen des Extremitätenskeletts der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere, deren Skeletteile in Zahl und Form in so weiten Grenzen variieren und deren Extremitäten als Lauf-, Flug-, Schwimm-, Greif- und Graborgane so mannigfaltigen Zwecken dienen, von einer pentadaktylen Grundform ableitbar, wobei Reduktionen in den Endstrahlen von 5 auf 4, 3, 2 und 1 eingetreten sind, Skelettstücke rückgebildet oder mit anderen verschmolzen sind, einige eine excessive Größe, andere eine Verkleinerung erfahren haben.

Es liegt nahe und ist von wissenschaftlichem und philosophischem Standpunkte durchaus gerechtfertigt, daß sich der vergleichende Anatom bei seinen Konstruktionen die Frage vorlegt, ob die von ihm erschlossenen Umbildungsprozesse der Organe nicht auch historisch begründet sind, das heißt, ob die Organe in ihrer komplizierten Endform sich nicht im Laufe der Erdgeschichte in den Vorfahrenreihen der heute existierenden Wirbeltiere aus einfacheren Urformen allmählich durch Umbildung entwickelt haben. Ein jeder wird diese Frage bejahen müssen, der auf dem Boden der Entwickelungslehre steht, der einzigen in der Wissenschaft überhaupt berechtigten Theorie.

Bei der Erörterung descendenztheoretischer Probleme ist aber nicht aus dem Auge zu verlieren, daß die Formzustände der Organe, welche das Ausgangsmaterial für den vergleichenden Anatomen bilden, der erschlossenen, genetischen Reihe, wie wir sie für den historischen Prozeß fordern, nicht selbst entsprechen, sondern nur künstlich von uns zu einer genetischen Reihe angeordnet worden sind; daher können wir nur vermuten, daß sich uns bis zu einem gewissen Grade in der künstlichen Reihe noch ein ungefähres Abbild der wirklich historisch begründeten Reihe darbietet, in welcher sich die Umwandlung eines Organes bei einer bestimmten Wirbeltierart vollzogen hat. Denn das liegt wohl klar auf der Hand, daß sich, um ein Beispiel zu gebrauchen, aus der knorpeligen Wirbelsäule, dem einkammerigen Herzen, der Urniere eines Selachiers nicht die entsprechenden Organe eines Säugetiers hervorgebildet haben.

Wie Gegenbaur mit Recht bemerkt, „so wenig wir die Urahnen einer Familie oder die Voreltern eines Volkes unter der Generation der Lebenden suchen, so wenig dürfen wir daran denken, unter der lebenden Tierwelt dieselben Formen in unveränderter Gestalt zu entdecken, die für diese oder jene Abteilung der Ausgang der Differen-

zierung gewesen sind". Die Sachlage ist eine schwierige und die Ursache vieler widersprechender, meist ungeklärter Vorstellungsweisen. Ohne in einen Irrtum zu verfallen, können wir nicht mehr behaupten, als daß die vorausgesetzte und erschlossene Umbildung der Organe einer Säugetierart sich in seiner eigenen Ahnenkette vollzogen haben müsse und so für jede Tierart. Dabei muß es für gewöhnlich eine offene Frage bleiben, welche Stellung einer entfernten Vorfahrenform im System anzuweisen wäre. Wenn wir einer Säugetierart bei der Rückverwandlung, welche wir an ihr in Gedanken vornehmen, außer den Species- und Familiencharakteren auch die Charaktere nehmen, welche für die Säugetiere charakteristisch sind, so bleiben nur die allgemeinen Wirbeltiercharaktere übrig. Die Vorfahren eines Säugetieres, wenn die Merkmale des unserer gegenwärtigen Lebewelt angepaßten Systems nicht mehr zutreffend sind, können daher nur Vertebraten gewesen sein, und wenn wir, uns in noch entferntere Urzeiten zurückversetzend, die Vorfahren der Säugetierart noch weiter vereinfachen und ihnen auch den Vertebratencharakter nehmen, so werden wir sie zu den Nichtvertebraten oder wirbellosen Tieren zu rechnen haben. Denn die Vorfahrenform ist jetzt so vereinfacht, daß sie nur noch den allgemeinen Typus des Tieres repräsentiert.

Die meisten Forscher pflegen in einer anderen Weise zu verfahren; sie rechnen die vereinfachte, ihrer Klassenmerkmale beraubte Vorfahrenform eines Säugetieres zu der Klasse von Wirbeltieren, mit denen ihre vereinfachtere Organisation nach ihrem Glauben die größte Uebereinstimmung darbieten würde. Und so suchen sie die Stammform der Säugetiere, welche durch ein knorpeliges Achsenskelett, ein einfaches Herz, eine Urniere etc. ausgezeichnet ist, unter den Vorfahren der Selachier und leiten Säugetiere und Selachier von einer gemeinsamen Ahnenform der Proselachier ab.

Mir scheint dieses Verfahren, so einleuchtend es auch vielen erscheinen mag, kein wissenschaftlich einwandfreies zu sein. Als Proselachier wird ein Wirbeltier nur dann bezeichnet werden können, wenn es die systematischen Merkmale eines Selachiers besitzt; denn wäre dies nicht der Fall, dann würde in der für die Säugetiere begründeten Weise nur der allgemeine Charakter eines Wirbeltieres übrig bleiben, also die Bezeichnung Proselachier eine überflüssige geworden sein. Durch den Zusatz Pro- kann daher nur ausgedrückt werden, daß es Selachier sind. die nicht der gegenwärtigen, sondern einer früheren Periode der Erdgeschichte angehört haben. Zu den systematischen Merkmalen eines Selachiers gehören nun sehr zahlreiche Organisationsverhältnisse, von denen jedes einzelne einen bestimmten Klassencharakter erkennen läßt. Auf die Existenz ausgestorbener Haifische schließt man ja mit einem hohen Maße von Wahrscheinlichkeit aus der besonderen Form und Struktur fossiler Zähne, Plakoidschuppen und Wirbelreste zurück. Wer also die Vorfahren der Säugetiere zu den Proselachiern rechnet, muß ihnen, indem er ihnen die Säugetiercharaktere nimmt, dafür die Merkmale der Selachierklasse geben. Denn ohne sie bleiben nur die allgemeinen Wirbeltiermerkmale übrig.

Ein derartiges Verfahren bietet der Kritik Angriffspunkte dar. Denn es liegt durchaus keine Notwendigkeit vor, daß eine knorpelige Wirbelsäule nur mit den Charakteren der Selachierwirbelsäule mög-

lich sei; im Gegenteil lehrt uns die Erfahrung, daß die Säugetierembryonen eine knorpelige Wirbelsäule von anderer Beschaffenheit besitzen. Und das gilt auch von ihren anderen Organsystemen. Aus allen diesen Gründen ist es nicht gerechtfertigt, unter dem Bilde heute lebender niederer Tierformen — und das thun wir doch im Grunde genommen auch da, wo wir von Proselachiern, Proamphibien und Proreptilien sprechen — sich die Ahnenformen der höher organisierten Tiere vorzustellen. Auch die Paläontologie kann uns keine Hilfe bringen bei der Lückenhaftigkeit und Unvollständigkeit ihrer Urkunden, die uns von den wichtigsten Organsystemen, den Weichteilen, gewöhnlich überhaupt nichts berichten.

Gegenüber solchen Bedenken und Einwürfen wird von vielen Forschern gewöhnlich geltend gemacht, daß die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie erst ihre volle Bedeutung durch die Verknüpfung mit den Ergebnissen der *Entwickelungslehre der Organismen* erhalten, besonders wenn auch diese als eine vergleichende betrieben werde. Prüfen wir daher, inwieweit dies zutreffend ist.

Das Studium einer jeden Tierart lehrt uns in der That, daß eine jede Entwickelung aus einer Reihe von Metamorphosen besteht, daß sie mit einer Zelle beginnt und von ihr durch eine lange, kontinuierliche Reihe von Zwischenstufen, die Schritt für Schritt komplizierter werden, zur Endform mit ihren zahlreichen specifizierten Einrichtungen hinüberführt. Hier liegt also eine *wirklich genetische Reihe* vor, die wir mit unseren Augen verfolgen, an der wir jeden einzelnen Zustand genau untersuchen und die Verwandlungen des einen in den anderen feststellen können. Die Zelle ist also in der That die gemeinsame Grundform, aus der sich alle Arten von Wirbeltieren, überhaupt von allen Tieren hervorbilden.

Auch die Entwickelungsgeschichte der Organe liefert eine geradezu erdrückende Fülle von Beispielen, wie ihre bei höheren Tieren komplizierten Endformen aus viel einfacheren Zuständen Schritt für Schritt entstehen.

Das Achsenskelett eines Säugetiers legt sich in frühem Embryonalstadium als häutige, aus Chorda und skeletogenem Gewebe zusammengesetzte Wirbelsäule an, vergleichbar der Chorda des Amphioxus und der Cyclostomen; es verwandelt sich in eine knorpelige Wirbelsäule, wie sie als Dauerorgan nur bei Selachiern gefunden wird, bis endlich als Abschluß des Entwickelungsprozesses die definitive knöcherne Wirbelsäule vollendet wird. In ähnlicher Weise läßt sich fast für jedes Organ eine Reihe von genetisch verknüpften Stadien unterscheiden, die Pendants zu den Stadien bieten, die der vergleichende Anatom bei der Untersuchung der einzelnen Tierklassen ermittelt und in Reihen zusammenstellt; ich erinnere an die schon früher aufgeführten Beispiele, an den Darmkanal, das Herz, die Harnorgane u. s. w. Insofern kann man mit vollem Recht, wie Haeckel und andere Forscher gethan haben, von einer *Parallele sprechen, die zwischen den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie und der Entwickelungsgeschichte der Organismen besteht.*

Indessen ist es auch hier geboten, aus dem Parallelismus, wenn man ihn für descendenztheoretische Fragen verwerten will, keine zu weit gehenden Schlüsse zu ziehen. Denn wenn auch in ihm die auf spekulativem Wege gebildete Ansicht der vergleichenden Anatomen, daß sich die höheren aus einfacheren Tierformen, und die komplizierter

gebauten Organe aus einfacheren Grundformen entwickelt haben, eine wichtige Stütze findet, so versagen die Ergebnisse der vergleichenden Entwickelungslehre ebenso gut wie die der vergleichenden Anatomie, wenn wir uns mit ihrer Hilfe ein genaueres Bild von der Ahnenreihe der heute lebenden Repräsentanten einer Tierspecies machen wollen.

Kein embryonales Stadium eines Organismus giebt uns — um gleich kurz zu sagen, was weiter noch bewiesen werden soll — in Wirklichkeit ein zutreffendes Bild von dem Aussehen und den Eigenschaften einer weit zurückliegenden Ahnenform. Aus der Ontogenese läßt sich die Vorfahrenkette einer Species ebensowenig konstruieren wie aus der vergleichend-anatomischen Betrachtungsweise, wenn sie Formzustände, die in Wirklichkeit nicht auseinander hervorgegangen sind, in der Idee zu genetischen Reihen untereinander verbindet.

Versuchen wir diesen Standpunkt im Einzelnen genauer zu begründen!

Den naturhistorischen Entwickelungsprozeß einer Organismenart wollen wir mit dem von Haeckel eingeführten Namen als Phylogenese im Gegensatz zur Ontogenese, der Entwickelung eines einzelnen Individuums der betreffenden Art, bezeichnen. Die Phylogenese ist einer Kette vergleichbar, die aus zahllosen Gliedern zusammengesetzt ist. Ihre Glieder sind die einzelnen Ontogenien, von denen eine jede mit der Eizelle beginnt und mit dem fertig gebildeten und fortpflanzungsfähigen Organismus abschließt. Ein Glied der Kette erzeugt aus sich das nächstfolgende Glied, indem am Ende einer Ontogenese das Eistadium produziert wird, mit welchem der neue Entwickelungscyklus beginnt. Die Phylogenese ist also ein in viele Entwickelungscyklen zerlegbarer Prozeß. Da nun der Teil nicht dem Ganzen gleich ist, so läßt sich eine einzelne Ontogenie, als einzelnes Glied nicht der vielgliedrigen phylogenetischen Kette im ganzen, sondern nur ihren anderen Gliedern direkt vergleichen.

Legen wir zunächst der größeren Einfachheit wegen unserer weiteren Betrachtung die alte Lehre von der Konstanz der Art zu Grunde. Aus ihr würde folgen, daß in der phylogenetischen Kette ein Glied dem anderen in jeder Beziehung genau gleichen würde; wie jetzt, würde der ontogenetische Prozeß sich auch schon im ersten Glied der Kette abgespielt haben.

Um dies Verhältnis für eine Säugetierart in einem Schema auszudrücken, bezeichnen wir die ersten wichtigsten Stadien des ontogenetischen Prozesses mit den Buchstaben A, B, C, D, E; unter A verstehen wir die befruchtete, entwickelungsfähig gewordene Eizelle, unter B das Stadium des vielzelligen Keims, unter C die Keimblase, unter D die Gastrula, unter E die Neurula, unter Z die ausgebildete Endform einer bestimmten Säugetierspecies. Bei Annahme der Artenkonstanz würde sowohl das erste wie das letzte Glied der phylogenetischen Kette aus der gleichen Formel A, B, C, D, E — Z bestehen.

Wie die einzelnen Ontogenien im ganzen, können wir natürlich auch die verschiedenen Stadien A, B, C, D, E, die sich in ihnen unterscheiden lassen, miteinander vergleichen und ihre Identität feststellen. — Die Eizelle der ersten Ontogenese eines Wirbeltieres würde somit

genau dieselbe Zusammensetzung wie die Eizelle eines jetzt lebenden Nachkommen haben. In dieser Weise würden sich die Anhänger der Artenkonstanz mit den Thatsachen der Entwickelungsgeschichte abzufinden haben.

Auf dem entgegengesetzten Standpunkte, den wir einnehmen, kann die Frage nach der Entstehung der Species auf Grund allgemeiner naturphilosophischer Erwägungen, deren Darlegung uns hier zu weit abführen würde, nur dahin beantwortet werden, erstens, daß das gegenwärtige Artbild in gewissen Grenzen ein variables ist, und zweitens, daß es im Laufe der Zeiten eine allmähliche Umwandlung erfahren und aus einfacheren Lebensformen durch das Zusammenwirken natürlicher Ursachen entstanden ist.

Von den Forschern, die sich zu diesen Grundsätzen der Descendenztheorie bekennen, wird indessen die Frage, inwieweit sich aus den ontogenetischen Vorgängen ein Einblick in die Entstehungsgeschichte der naturhistorischen Art gewinnen lasse, nicht in der gleichen Weise beantwortet. Die meisten Forscher nehmen etwa folgenden Standpunkt ein:

Indem die Ontogenese z. B. eines Säugetieres, mit der Eizelle beginnend, durch eine Folge immer komplizierter werdender Entwickelungsstadien zu dem so außerordentlich zusammengesetzten Endprodukt hinüberführt, giebt sie uns gewissermaßen ein Abbild des Werdeganges der Art, welches allerdings nur als ein unvollkommenes und in vielen Zügen verschwommenes bezeichnet werden kann. Um eine Vorstellung von ausgestorbenen Ahnenformen zu bekommen, haben wir, wenn wir vom gegenwärtigen Zustande der Dinge ausgehen, nur die einzelne Ontogenese um je ein Endstadium zu kürzen, so daß das vorausgehende Stadium zur Endform wird. Diese würde dann einer untergegangenen Ahnenform — allerdings nur ungefähr — entsprechen. Dieselbe Operation haben wir in Gedanken so lange fortzusetzen, bis wir zu der Eizelle kommen.

Demgemäß giebt uns das erste Stadium der Ontogenese eines Säugetieres, die Eizelle, eine Vorstellung von dem einfachsten Zustande, in welchem die Art vor ungeheuer langen Erdperioden existiert hat. In derselben Weise entspricht dem ontogenetischen ein phylogenetisches Stadium der Keimblase, der Gastrula, der Neurula u. s. w.

In jeder einzelnen Ontogenese wird also der phylogenetische Vorgang der Artbildung nur rekapituliert. Die Forschung hat daher, will sie in den Werdegang einer Tierart einen Einblick gewinnen, nur die ontogenetische in die ihm korrespondierende phylogenetische Form zu übersetzen.

Behufs besserer Verständigung wollen wir den hier skizzierten Gedankengang auch wieder in ähnlicher Weise wie oben, in einem Schema, zum Ausdruck zu bringen suchen. Wenn wir die einzelnen ontogenetischen Stadien der Eizelle, des vielzelligen Keimes, der Keimblase, der Gastrula, der Neurula etc. wieder als A, B, C, D, E bis Z bezeichnen, so werden wir jetzt für die phylogenetische Kette folgende Formel gewinnen:

A . . .	A . . .	A . . .	A . . .	A . . .	etc. bis	A
	B	B	B	B . . .	„ „	B
		C	C	C		.
			D	D		.
				E		.
					„	**Z**

oder in Worten: Die älteste Ahnenform eines Säugetieres war ursprünglich eine einfache Zelle, die sich durch Teilung in neue Zellen trennte. Die ersten Glieder der phylogenetischen Kette bestanden nur aus einer einfachen Folge durch Teilung auseinander hervorgehender Zellen, A, A, A . . . A. Dann trat eine Fortentwickelung ein, indem die durch Teilung von A entstehenden Zellen zu einer Kolonie vereint blieben und so die neue Ahnenform B lieferten, von der sich nur zum Zwecke der Fortpflanzung einzelne Zellen (A) ablösten. Die einzelnen Glieder der phylogenetischen Kette wurden jetzt also um ein ontogenetisches Stadium verlängert, da ja in jeder einzelnen Ontogenese sich A in B umbildete.

Indem in einer dritten Periode der Artentwickelung die Zellengemeinde sich in die bestimmtere Form einer Zellenblase (Blastosphära) umwandelte, wurde wieder die Ontogenese um das Blastulastadium verlängert, so daß jetzt für die einzelnen Glieder der phylogenetischen Kette die ontogenetische Formel A, B, C lautet. In derselben Weise führt jeder Fortschritt in der Artentwickelung auch eine entsprechende Verlängerung der ontogenetischen Prozesse herbei, eine Verlängerung um das Stadium D, wenn aus der Blastosphära eine Gastraea entsteht, um das Stadium E, wenn in der Gastraea das Nervensystem sich zu einer Nervenplatte schärfer lokalisiert.

In dieser Formel würde sich die zur Zeit vorherrschende Ansicht ausdrücken lassen, welche von Haeckel eine kurze präcise Fassung im „biogenetischen Grundgesetz“ erhalten hat. Dasselbe lautet: „Die Keimesgeschichte ist ein Auszug der Stammesgeschichte, oder: die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie, oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwickelung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.“

Gegen die Allgemeingültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes haben sich in besonderen Schriften Oppel und Keibel ausgesprochen; auch ich habe gegen seine Fassung in meinem Lehrbuche „Die Zelle“ aus Gründen, die mit meiner dort entwickelten Auffassung von dem Wesen der Zelle auf das engste zusammenhängen, einige Bedenken geäußert, an denen ich auch jetzt noch festhalten muß und die ich in folgendem noch genauer ausführe:

Wenn in der Phylogenese der einzellige Zustand der Art A, A .... A zum Beispiel in den vielzelligen höher entwickelten Zustand übergehen soll, so müssen sich aus irgendwelchen uns unbekannten Ursachen zuvor die Eigenschaften der Zelle A geändert haben, in der Weise, daß ihre Tochterzellen sich bei der Teilung nicht mehr voneinander trennen, sondern zusammen zu einer höheren, zusammengesetzten Lebenseinheit verbunden bleiben. Aus demselben Grunde muß die Zelle A wieder eine andere geworden sein, wenn die aus ihr hervorgehenden Zellen die Eigenschaft erworben haben, sich nur in der ganz bestimmten, gesetzmäßigen Form der Blastula anzuordnen, und abermals ist ihre Natur verändert, wenn der ontogenetische Prozeß in der Gastrula, und abermals, wenn er erst in der Neurula seinen Abschluß findet. Man nennt nun den in der Eizelle sich

bildenden Grund für eine erst im Laufe ihrer Entwickelung zu Tage tretende Veränderung eine **Anlage**; wir können daher den oben ausgeführten Gedanken auch in dem Satz ausdrücken: *Die Zelle, welche in den einzelnen Gliedern der phylogenetischen Kette den Anfang neuer Ontogenesen bildet, wird immer reicher an neuen Anlagen und dadurch in ihrem Wesen von der zuerst gegebenen Stammzelle immer mehr verschieden.*

In unserem Schema können wir diesem Gedanken in der Weise einen Ausdruck geben, daß wir die Zelle A bei jeder neuen Veränderung in einem Gliede der phylogenetischen Kette um eine entsprechende Anlage verändert sein lassen und ihr zu dem Zwecke die Exponenten 1, 2, 3, 4 — ∞ hinzufügen. Wir nehmen dabei an, daß die phylogenetische Entwickelung, wie es ja meist die Regel ist, eine gleichmäßig fortschreitende und immer komplizierter werdende ist. Demnach würden wir für das Zellenstadium A in der Aufeinanderfolge der einzelnen Ontogenieen die Formel $A \ldots A^1 \ldots A^2 \ldots A^3 — A^\infty$ erhalten.

Es versteht sich von selbst, daß, was für das Anfangsstadium A, auch für die aus ihm hervorgehenden ontogenetischen Stadien B, C, D etc. gilt; auch sie müssen ihre Eigenschaften in demselben Maße, als das A ein anderes wird, verändern, je nachdem sie sich aus den Abkömmlingen von A^1 oder A^2 oder A^3 aufbauen. Auch diesem Gesichtspunkt läßt sich Rechnung tragen, wenn wir den Betrag, um welchen sich B, C, D etc. in jeder späteren Ontogenese verändert, durch Hinzufügen der Exponenten 1, 2, 3, 4 etc. wie bei A ausdrücken.

Somit würden wir jetzt für die einzelnen Glieder der phylogenetischen Kette das revidierte Schema erhalten:

$$\begin{array}{cccccc} A & A^1 & A^2 & A^3 & A^4 & \ldots A^\infty \\ & B & B^1 & B^2 & B^3 & \\ & & C & C^1 & C^2 & \\ & & & D & D^1 & \\ & & & & E & \end{array}$$

Das heißt: *In jedem späteren Glied der phylogenetischen Kette beginnt die Entwickelung niemals auf dem Ausgangspunkte einer vorausgegangenen Entwickelung, an keiner Stelle schlägt sie eine rückläufige Bewegung ein. Je komplizierter das Endprodukt einer Ontogenese, um so komplizierter ist auch die ihm entsprechende Anlage.* Etwas anderes, als in der Eizelle als Anlage enthalten ist, kann durch den Entwickelungsprozeß auch nicht aus ihr hervorgebracht werden, abgesehen von den geringfügigen, durch äußere Einwirkungen hervorgerufenen Modifikationen.

Es sind dies einfache Schlüsse, die sich aus dem allgemeinen Kausalgesetz ergeben. Damit das Neurulastadium E eines Wirbeltiervorfahren entstehen konnte, mußte erst die Ahnenform A sich im Entwickelungsprozeß der phylogenetischen Kette in A^4 mit seinen komplizierteren Anlagen allmählich umgebildet haben. *Die Eizelle als Anlage und der ausgebildete Organismus bedingen einander in jeder Weise*; sie ist, streng genommen, nichts anderes als das Individuum im unentwickelten Zustande oder wie Carl Ernst v. Baer sich ausdrückte, „das unausgebildete Tier selbst“.

In jeder Ontogenese macht das Individuum, im buchstäblichen Sinne des Wortes, nichts anderes als seine ureigene Entwickelung durch. Immer ist es ein und dasselbe Individuum, mag es uns nun als Eizelle, als Keimblase, als Gastrula oder in irgend einem der anderen Formzustände entgegentreten. Daher „ist im Grunde genommen nie der Embryo einer höheren Tierform“, um wieder mit Worten von C. E. v Baer zu reden, „einer anderen Tierform gleich“. Ebensowenig wie das Huhn entspricht das Hühnerei einem Anfangsglied der phylogenetischen Kette.

Die Annahme der allgemeinen Entwickelungslehre, daß ein so zusammengesetztes Geschöpf wie eine Vogelart sich im Laufe der Erdgeschichte aus einfacheren Formen und schließlich aus einer einfachsten Form, aus der Zelle hervorgebildet habe, macht die weitere Annahme notwendig, daß auch die Eizelle als Anlagesubstanz des aus ihm entstehenden Organismus eine korrespondierende Entwickelung durchlaufen hat.

Um ein Vogelei in seiner gegenwärtigen Beschaffenheit mit seinen komplizierten Anlagen hervorzubringen, dazu hat es des artgenetischen Prozesses bedurft, der sich in der genealogischen Kette in Erdperioden abgespielt hat. In ihm ist eine anlagenleere Urzelle der Art A allmählich in A^1, A^2, A^3, A^4 und in die anlagenreiche Artzelle A^∞ am Ende der genealogischen Kette umgewandelt worden. Wenn wir die Anlagesubstanz mit dem von Nägeli eingeführten Ausdruck Idioplasma bezeichnen, so ist parallel zur zunehmenden Komplikation des ausgebildeten Organismus das ursprünglich sehr einfache idioplasmatische System Schritt für Schritt gleichfalls immer komplizierter und schließlich ungemein kompliziert geworden.

Während in der genealogischen Kette die entwickelten Individuen der Art absterben und wie die welken Blätter vom Baume abfallen, bleibt die Artzelle, vermöge ihrer Fähigkeit, sich durch Teilung unbegrenzt zu vermehren, allein erhalten, als Trägerin des Erbes der vorausgegangenen Generationen und bewahrt die Kontinuität, solange die Art besteht, zwischen Vergangenheit und Zukunft. Sie ist gleichsam der Brennpunkt, in welchem sich die im Werdeprozeß der Art entstehende Form der Energie ansammelt, um von ihm aus in artgemäßer Weise auszustrahlen und fortzuwirken. Soweit also der Verlauf der Ontogenese kausal durch die Phylogenese bestimmt wird, geschieht es durch die Eizelle hindurch.

Wir stehen hier vor einer der geheimnisvollsten Erscheinungen des Zellenlebens, vor der durch unzählige Erfahrungen festgestellten Thatsache der Zeugungslehre, daß die einzelne Zelle, ein verschwindender Baustein eines vielzelligen, oft kompliziert gebauten Organismus, doch die Eigenschaften besitzt, isoliert für sich, wieder die ganze, zusammengesetztere Lebensform zu erzeugen, gleichwie ein Bruchstück eines Krystalles in seiner Mutterlauge sich wieder zu einem vollständigen Krystallindividuum ergänzt.

Hieraus erklärt sich die Rolle, welche die einzelne Eizelle in der genealogischen Kette spielt. Jeder Organismus beginnt als Zelle in der einzelnen Ontogenese, aber nicht weil er damit das Bildungsstadium wiederholt, mit welchem die Phylogenese der betreffenden Organismenspecies begonnen hat. Diese Vorstellung trifft nicht zu, weil die gegenwärtige Eizelle A^∞ vom hypothetischen Ausgangspunkte

der genealogischen Kette ihrer Anlage nach ebenso verschieden ist, als das fertige Tier, in welches sie sich umwandelt. Es beginnt vielmehr die Ontogenese mit der Zelle, weil diese eine Form der lebenden Substanz ist, welche nach biologischen Bildungsgesetzen alle Bedingungen, d. h. die Anlage in sich birgt, wieder ein kompliziertes Endprodukt gleich demjenigen, von dem sie ein Teil war, hervorzubringen.

In meiner „Theorie der Biogenesis“ habe ich diesen Gedankengang in Anlehnung an Nägeli, aber in einer etwas anderen Weise, durchgeführt. Die Zelle, in welcher die Eigenschaften einer bestimmten Species als Anlage enthalten sind, habe ich die Artzelle genannt und von ihr bemerkt: „Da die komplizierten vielzelligen Vertreter der Art, die Individuen höherer Ordnung (das Soma Weismann's) ihrer Anlage nach schon durch die Organisation der Artzellen bestimmt werden, so müssen die letzteren in der Erdgeschichte ebenfalls eine korrespondierende Entwickelung von einfacheren zu immer komplizierteren Zuständen in ihrer feineren Organisation durchlaufen haben, sofern wir eine allmähliche Entwickelung der naturhistorischen Art in der Phylogenese annehmen. Wie sich ein kleines, gut angelegtes Kapital durch Zinsen vermehren und ins Ungemessene vergrößern kann, so wächst auch die in der Artzelle eingeschlossene Erbmasse, mit kleinen Anfängen beginnend, indem von Generation zu Generation Eigenschaften, welche im Lebensprozeß der Art neu erworben werden, zum überlieferten Stammgut hinzugeschlagen werden.“ „Daher beginnt der Entwickelungsprozeß eines (heute lebenden) vielzelligen Organismus nicht da, wo er vor Urzeiten einmal begonnen hat, sondern er ist die unmittelbare Fortsetzung des höchsten Punktes, bis zu welchem bis jetzt die organische Entwickelung geführt hat. Mit der Zelle nimmt die Ontogenese für gewöhnlich wieder ihren Anfang, weil sie die elementare Grundform ist, an welche das organische Leben beim Zeugungsprozesse gebunden ist und weil sie für sich schon die Eigenschaften ihrer Art „der Anlage nach“ repräsentiert und losgelöst von der höheren Individualitätsstufe, die aus der Vereinigung von Zellen hervorgegangen ist, wieder im stande ist, das Ganze zu reproduzieren. Die Eizelle von jetzt und ihre einzelligen Vorfahren in der Stammesgeschichte sind nur, insofern sie unter den gemeinsamen Begriff der Zelle fallen, und als korrespondierende Anfangsstadien der einzelnen ontogenetischen Prozesse miteinander vergleichbar, im übrigen aber in ihrem Idioplasma außerordentlich verschieden voneinander.“ (Vergl. Hertwig, Allgemeine Biologie, 1906.)

Das Vogelei und der Vogel sind also beide hoch zusammengesetzte Naturprodukte, ein jedes in seiner Art; das Vogelei in einer Weise, die sich jetzt, und voraussichtlich noch für sehr lange Zeiten, unserer direkten Beobachtung entzieht, der fertige Vogel in einer mehr sichtbaren Weise, da er sich aus zahllosen, verschieden funktionierenden Organen und Geweben zusammensetzt, die wir zerlegen, studieren und auch in ihrer Genese aus dem Ei verfolgen können. Von beiden Gebilden ist jedenfalls für uns die Eizelle das am meisten geheimnisvolle und rätselhafte Naturprodukt, von dem wir, im Grunde genommen, jetzt nicht viel mehr als die Forscher im Mittelalter und im klassischen Altertum wissen. Wäre ein Embryologe im stande, in ähnlicher Weise, wie der Chemiker zusammengesetzte organische Stoffe synthetisch darstellt, aus lebloser Materie ein Vogelei zu bilden, so hätte er auch die Aufgabe, die dazu gehörige Vogelspecies zu erschaffen,

gleichzeitig gelöst; denn dann bedürfte es ja nur noch der Wärme einer Brutmaschine, um das Ei zu dem fertigen Vogel auszubrüten.

Es läßt sich der ontogenetische Prozeß seinem ganzen Wesen nach nicht als eine einfache, wenn auch abgekürzte Wiederholung des phylogenetischen Prozesses bezeichnen. Denn der phylogenetische Prozeß setzt sich aus unzähligen Ontogenesen zusammen. Richtigerweise kann man daher nur sagen, daß die letzte Ontogenese einer genealogischen Kette die vorausgegangene Ontogenese, wenn auch nicht vollständig in allen Details, aber doch in hohem Grade gleichartig wiederholt.

Der ontogenetische und der phylogenetische Prozeß haben, wenn ich mich so ausdrücken darf, ganz verschiedene Aufgaben zu erfüllen. Jener hat gleichsam nur das, was dieser in unendlichen Zeiträumen vorbereitet hat, zur Ausführung zu bringen. Durch die Ontogenese werden ja nur die in der Eizelle ruhenden Anlagen auf möglichst direktem Wege verwirklicht, was in kurzer Zeit geschehen kann, da von vornherein alles auf das Endergebnis eingestellt ist. Durch die Phylogenese aber sind erst die Anlagen in der Eizelle gebildet worden; das aber ist ein ganz anders gearteter Prozeß, der sich nur außerordentlich langsam in den unzähligen Gliedern der genealogischen Kette abgespielt hat. Der eine Prozeß ist mehr ein evolutionistischer, der andere ein epigenetischer.

Um zu einem wirklichen, ursächlichen Verständnis des Entwickelungsprozesses zu gelangen, müßte einmal gezeigt werden, in welcher Weise durch die Beschaffenheit der Anlage, also durch den Bau der Zelle und ihres Idioplasmas der Verlauf der Ontogenese mit ihren einzelnen Stadien ursächlich bestimmt ist, und zweitens müßte erforscht werden, wie im phylogenetischen Prozeß die Eigenschaften und Anlagen der Eizelle entstanden sind, durch welche sie wieder der Ausgangspunkt bestimmt gerichteter, komplizierter, ontogenetischer Prozesse wird. Wie unendlich schwierig ein derartiges Unternehmen ist, lehren die von Nägeli, von Weismann, von mir (Allgemeine Biologie, 1906) und Anderen in beiden Richtungen aufgestellten Hypothesen.

Man muß also in der Artentwickelung zwei verschiedene Reihen von Vorgängen auseinanderhalten:

1) die Entwickelung der Artzelle, welche sich in einer steten, fortschreitenden Richtung von einer einfachen zu einer komplizierteren Organisation (ihres Idioplasmas) fortbewegt;

2) die sich periodisch wiederholende Entwickelung des vielzelligen Individuums aus dem einzelligen Repräsentanten der Art oder die einzelne Ontogenese, die im allgemeinen nach denselben Regeln wie in der zunächst vorausgegangenen Ontogenese erfolgt, aber jedesmal ein wenig modifiziert, entsprechend dem Betrag, um welchen sich die Artzelle selbst in der Erdgeschichte verändert hat.

Es besteht ein vollständiger Parallelismus zwischen diesen beiden Entwickelungsreihen, da beide in einem kausalen Abhängigkeitsverhältnis zu einander stehen. Denn einmal hat jede Veränderung im Idioplasma der Eizelle oder in der Anlage notwendigerweise einen entsprechend abgeänderten Verlauf der Ontogenese zur Folge. Und umgekehrt kann eine Veränderung in der Ontogenese, welche nicht vom Ei aus, sondern in ihrem Verlauf durch äußere Faktoren bewirkt wird, nur dann zu einem bleibenden Erwerb der Art werden und sich nur dann in der Folge immer wieder geltend machen, wenn sie

das Idioplasma der Eizelle für die nächste Generation in entsprechender Weise abgeändert hat.

Wir wollen dieses Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Eizustand einerseits und dem Verlauf und Endresultat der Ontogenese andererseits als das ontogenetische Kausalgesetz und als den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt bezeichnen.

Nachdem wir so das allgemeine Prinzip aufgestellt haben, wollen wir im Einzelnen jetzt noch genauer durchführen, warum die einzelnen Stadien der Ontogenese nicht einfach als Wiederholungen der Ahnenkette bezeichnet werden können. Wir betrachten nacheinander 1) das Anfangsstadium der Eizelle, 2) die ersten grundlegenden Embryonalformen, 3) ein Beispiel eines weiter vorgerückten Stadiums, 4) die Verhältnisse, die man unter der gemeinsamen Bezeichnung „der embryonalen Anpassungen" zusammenfassen kann; 5) werden wir zur Vervollständigung der Darstellung in Kürze auch der Heterochronieen gedenken, welche schon im 9. Kapitel eine besondere Besprechung gefunden haben; 6) werden wir zu der Lehre, nach welcher sich die Ontogenesis in eine Palingenesis und Cenogenesis zerlegen läßt, Stellung zu nehmen haben und zum Schluß endlich unseren eigenen Standpunkt näher formulieren.

1. Das Stadium der Eizelle.

Aus der Thatsache, daß die Ontogenese aller Organismen mit einer Zelle beginnt, und aus der Annahme, daß auch am Beginn der Phylogenese alle Organismen einmal Zellen gewesen sind, läßt sich nicht der Schluß ziehen, daß die Entwickelung der heute lebenden Organismen an demselben Punkte wieder beginne, an welchem sie in der Phylogenese einmal ihren Ausgang genommen habe. Die Zelle ist ja eine Form der lebenden Substanz, welche in dem Grade ihrer Organisation ganz außerordentliche Unterschiede aufweisen muß. Denn wie aus dem ontogenetischen Kausalgesetz folgt, sind die befruchteten Eizellen der verschiedenen Tierarten ihrem Wesen nach ebenso sehr voneinander verschieden, und sind ebensogut Träger specifischer Artunterschiede als am Ende der Ontogenese die ausgebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen. In letzterem Fall liegen die systematischen Merkmale auf einem uns sichtbaren Gebiete, im ersten Fall dagegen auf einem Gebiet, das unserer Wahrnehmung zur Zeit vollkommen verschlossen und daher für eine systematische Einteilung jetzt nicht verwertbar ist.

Gesetzt aber den Fall, daß wir eine entsprechende Kenntnis vom feineren Bau der Geschlechtszellen, besonders von der Konfiguration ihres Idioplasmas besitzen würden, so würden wir schon allein auf Grund dieser Studien und nur ausgehend vom Eizellenstadium eine Klassifikation des Tierreiches vornehmen können, wahrscheinlich sogar in besserer Weise, als wir heute auf Grund der ausgebildeten Formen einteilen; wir würden auf diesem neuen Wege ebensogut weitere und engere Kreise bilden und nach ihrer größeren oder geringeren idioplasmatischen Aehnlichkeit die Eizellen in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten etc. einteilen müssen. Schon am Beginn ihrer Ontogenese, schon im „einfachen Zellenstadium" sind also die Organismen voneinander durch Stammes-, Klassen-, Ordnungs-,

Familien, Arten- und individuelle Charaktere ebensogut wie später, nur in anderer Weise, voneinander unterschieden.

Wenn aber dieser Gedankengang richtig ist, dann läßt sich die Ontogenese auch nicht als eine Rekapitulation der Phylogenese bezeichnen. Denn dadurch, daß mit der Eizelle die Entwickelung eines jeden Organismus beginnt, wird keineswegs der alte Urzustand rekapituliert aus der Zeit, wo nur einzellige Amöben auf unserem Planeten existierten, vielmehr ist das Eistadium selbst, wie schon früher gezeigt wurde, die unmittelbare Fortsetzung des höchsten Punktes, bis zu welchem die organische Entwickelung bis jetzt geführt hat. Wie wir für die Art im ausgebildeten Zustand eine natürliche Entwickelung aus einfacheren Vorfahrenformen annehmen, so hat ja nach unserer Ansicht auch die Artzelle eine allmähliche und parallele Entwickelung in der genealogischen Kette aus einfacheren in komplizierter organisierte Zellen oder aus Zellen mit einer einfacheren in Zellen mit einer komplizierteren Konfiguration ihres Idioplasmas durchzumachen. Auf p. 159 haben wir den Gedankengang durch das Schema zum Ausdruck gebracht, daß die am Anfang der genealogischen Kette stehende einfacher organisierte Zelle A sich durch viele Zwischenstufen von A^1, A^2, A^3 schließlich in A^∞ umgewandelt hat.

Wie wir in dieser Fassung von der Ansicht, welche zur Zeit die vorherrschende ist, abweichen, so auch in der Frage nach der Abstammung aller Organismen von einer gemeinsamen Urzelle. Im Grunde genommen, neigen die Descendenztheoretiker in ihren Spekulationen noch immer mehr oder minder zur Annahme eines monophyletischen Stammbaumes des Tierreiches, wenn nicht überhaupt des ganzen Organismenreiches hin. Ihre Annahme stützen sie hauptsächlich auf die Thatsache, daß alle Organismenarten vorübergehend in ihrer Entwickelung einmal „einfache Zellen“ sind. Es braucht aber wohl nur weniger Ausführungen, um darzutun, wie wenig Beweiskraft derartigen Gedankengängen innewohnt, und daß, wenn man die Wahl hat, sich für die monophyletische oder polyphyletische Descendenzhypothese zu entscheiden, sie zu Gunsten der letzteren ausfallen muß.

Wir gehen hierbei von der auf das ontogenetische Kausalgesetz gestützten Ansicht aus, daß die Zelle eine Form des Lebens ist, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades zuläßt. Obschon die Zahl der jetzt existierenden Artzellen entsprechend den systematisch bestimmten Pflanzen- und Tierarten eine ganz ungeheure ist, so ist sie doch eine verschwindend kleine zu nennen, wenn wir uns auf den Boden der Entwickelungstheorie stellen und annehmen, daß jede einzelne der heute lebenden Artzellen mit ihrer höheren Organisation allmählich aus einfacher organisierten Ahnenzellen in einer unendlich langen genealogischen Kette (A^1 bis A^∞) hervorgegangen ist. Auch zeigt die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannten und unbekannten Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere oder der Taube und des Hundes erinnert. Was will diesem gar nicht übersehbaren Heer von wirklich existierenden Zellenformen gegenüber, besonders wenn wir es uns noch durch die Heere der ausgestorbenen und der in Zukunft

möglichen Formen vermehrt denken, die Zahl der verschiedenen Kohlehydrate oder Fette und selbst die Zahl der Proteine bedeuten, die vom Chemiker durch Variation der Konstitutionsformel entweder dargestellt sind oder der Idee nach überhaupt in das Bereich der Darstellungsmöglichkeit fallen.

Was könnte uns nun, wenn wir von obigen Erwägungen ausgehen, zu der so unwahrscheinlichen Annahme nötigen, daß unser Planet auf einer früheren Periode seiner Entwickelung nur von einer einzigen Art von Zellen bevölkert gewesen sei? Wenn die Natur das Vermögen, verschiedene Arten von Kohlehydraten, von Fetten, von Proteinen etc. nebeneinander hervorzubringen besitzt, warum sollte sie bei der Urzeugung von Zellen nur an eine Art derselben gebunden sein, da doch die Zelle eine Form des Lebens ist, welche sehr viele, ja unzählige Verschiedenheiten zuläßt?

In dieser Hinsicht hat die polyphyletische vor der monophyletischen Hypothese entschieden die größere Wahrscheinlichkeit für sich. Somit würden die genealogischen Ketten der heute lebenden Organismen zurückverfolgt in das undurchdringliche Dunkel der Vorzeit, von einer zwar nicht näher zu bestimmenden, jedenfalls aber sehr großen Zahl von Urzellen ausgehen, die in irgend einer Weise durch die schöpferische Thätigkeit der Natur entstanden sind.

Wir wissen zur Zeit absolut nicht, wie eine Urzeugung einfachster Zellformen vor sich geht, und werden es so bald auch nicht erfahren; ebensowenig wissen wir, ob Urzeugungen von Zellen nur in einer bestimmten Erdperiode oder in vielen Perioden stattgefunden haben, oder ob sie nicht sogar in unserer Zeit unter uns unbekannten Bedingungen noch vor sich gehen können. Daher läßt sich auch die Annahme nicht von der Hand weisen, daß die genealogischen Ketten der heute lebenden Organismen eine sehr verschiedene Länge haben und auf Urzeugungen von Zellformen führen, die zeitlich weit auseinander liegen und sehr verschiedenen Perioden der Erdentwickelung angehören.

2. Die ersten grundlegenden Embryonalformen.

Was auf den vorhergehenden Blättern von der Eizelle eines heute lebenden Tieres näher ausgeführt wurde, daß sie nicht das Anfangsstadium der entsprechenden genealogischen Kette wiederholt, muß logischerweise auch von jedem folgenden Stadium der Ontogenese gesagt werden, vom Stadium der Blastula, Gastrula, Neurula eines Wirbeltieres etc. Auch sie rekapitulieren, wenn wir dem Problem tiefer auf den Grund gehen, nicht einfach eine gemeinsame vorweltliche Ahnenform, welche wegen ihrer Einfachheit als Ausgangspunkt von vielen divergierenden, genealogischen Ketten gedient hat. Daher können wir, wenn die Keimblasen- und Gastrulaform in der Entwickelung der verschiedensten Tierklassen und Stämme auftritt, hieraus nicht auf einen Ursprung derselben von einem gemeinsamen Vorfahren schließen. Denn wenn auch die Keimblasen und Gastrulae eines Echinodermen, eines Cölenteraten, eines Brachiopoden, eines Amphioxus äußerlich einander außerordentlich ähnlich sind, so sind sie andererseits doch viel mehr voneinander verschieden; tragen sie doch der Anlage nach und als solche für uns nicht erkennbar die Merkmale ihres Stammes, ihrer Klasse etc. an sich, nur im unentwickelten

Zustand; alle Keimblasen- und Gastrulastadien sind also in Wahrheit ebenso weit voneinander verschieden, wie die nach allen ihren Merkmalen ausgebildeten, ausgewachsenen Repräsentanten der betreffenden Art.

Dies gilt auch, wenn wir die embryonalen Stadien der Keimblase und der Gastrula mit niederen Tierformen vergleichen, welche dauernd in der Blasen- und Becherform verharren, wie z. B. die Becherformen vieler Cölenteraten, besonders der Hydroidpolypen.

Wenn wir sehen, daß embryonale Zustände höherer Tiergruppen mit den ausgebildeten Formen verwandter, aber im System tiefer stehender Tiergruppen mancherlei Vergleichspunkte darbieten, so liegt dies, wie schon C. E. v. Baer ganz richtig hervorgehoben hat, daran, „daß die am wenigsten ausgebildeten Tierformen sich vom Embryonenzustand wenig entfernen und daher einige Aehnlichkeit mit den Embryonen höherer Tierformen behalten“. (Vergl. auch p. 160.)

Wenn ein Systematiker einen einfachen Hydroidpolypen und die nur in geringfügigen äußeren Merkmalen unterschiedenen Gastrulaformen eines Seesterns, einer Sagitta, eines Amphioxus auf Grund ihrer Aehnlichkeit im Tiersystem zu einer Gruppe der Gasträaden vereinigen wollte, so würde er ein rein künstliches System schaffen; er würde handeln wie ein Chemiker, der verschiedene chemische Körper nach äußeren Merkmalen der Farbe, der Krystallbildung u. dgl. zu einer Gruppe im chemischen System vereinigte, auch wenn sie alle nach ganz verschiedenen, vom Laien allerdings nicht erkennbaren und auch nicht nachweisbaren Molekularformeln gebaut sind. Wie in der chemischen Systematik nicht ein grob in die Augen springendes Merkmal als Einteilungprinzip zu verwerten ist, so auch bei Einordnung der äußerlich einander ähnlichen Gastrulaformen.

3. Beispiele weiter vorgerückter Entwickelungsstadien.

Um an weiter vorgerückten Entwickelungsstadien meinen Standpunkt durchzuführen, wähle ich als Beispiel die embryonalen Schlundspalten der Säugetiere und des Menschen, einmal weil es häufig benutzt und als besonders beweiskräftig angesehen wird, und zweitens weil Weismann in seinen Vorträgen über Descendenztheorie auf dasselbe zurückgreift und von ihm bemerkt: „So mag man immerhin bestreiten, daß es ein Fischstadium der menschlichen Entwickelung heute noch gebe, aber nicht bestreiten kann man, daß die Anlagen von ‚Kiemenbogen‘ und ‚Kiemenspalten‘, wie sie einem Stadium der menschlichen Ontogenese eigentümlich sind, mit großer Sicherheit darauf schließen lassen, daß wir fischartige Vorfahren besessen haben.“

Von unserem Standpunkt aus würde der Fall in folgender Weise zu analysieren sein. Wir bezeichnen das ontogenetische Stadium der jetzt lebenden Säugetiere, auf welchem sich Schlundspalten am Hals befinden, mit dem Buchstaben S^{∞} und die korrespondierende Ahnenform, bei welcher der ontogenetische Prozeß mit der Bildung der Schlundspalten sein Ende fand, als S. Somit würden auch nach unserer Auffassung die Vorfahren der Säugetiere als Dauerformen Schlundspalten und Schlundbogen besessen haben, überhaupt eine Organisa-

tion, mit welcher noch ein einkammeriges Herz und ein einfacher Körperkreislauf verbunden ist. Wir geben weiter zu, daß der Besitz von Schlundspalten sich auf Grund vergleichend-anatomischer Thatsachen und Erwägungen als ein Zeugnis betrachten läßt dafür, daß die Ahnenform S Kiemenblättchen und eine Kiemenatmung besessen hat und demnach auf ein Leben im Wasser angewiesen war.

Ist uns mit diesen Bestimmungen das problematische S so weit bekannt geworden, daß wir uns ein derartiges Bild von ihm machen können, daß wir es systematisch bestimmen und klassifizieren können? Ich glaube nicht. Nur so viel ist klar, daß in dem Zustand, in welchem jetzt unsere Säugetierembryonen Schlundspalten und -bögen besitzen, die korrespondierenden Dauerformen unmöglicherweise existiert haben können; S^{∞} gleicht eben nicht dem gesuchten S.

Bei dieser Sachlage soll nun nach der herrschenden Ansicht die vergleichende Anatomie und Systematik die Lücke ausfüllen, da sie uns mit niederen und höheren Ausbildungszuständen von Organen bakannt machen, mit Zuständen, die sich zu künstlichen Reihen anordnen lassen. Künstlich nenne ich die Reihen mit Rücksicht darauf, daß, wie schon früher (p. 153) ausgeführt wurde, ihre Glieder des genetischen Zusammenhanges entbehren und nur in der Idee von uns in eine reihenartige, scheinbar genetische Anordnung gebracht werden.

Da uns die Entwickelungsgeschichte der Säugetiere nicht darüber aufklärt, wie die mit S^{∞} korrespondierende Ahnenform S einmal hat beschaffen sein müssen, um existieren zu können, so greift man aus der künstlichen Reihe ein passend erscheinendes Glied heraus, also ein jetzt lebendes Wirbeltier, welches Kiemenspalten besitzt und durch Kiemen atmet, setzt es an die Stelle von S, und da man doch nicht sagen kann, daß ein heute lebender Fisch die Ahnenform der Säugetiere gewesen ist, bezeichnet man sie nur als eine „fischartige“.

Dagegen wäre nun vielleicht nichts zu erinnern. Denn durch den Zusatz „artig“ könnte die Bedeutung des Wortes Fisch zu einem wissenschaftlich wenig bedeutenden Vergleich abgeschwächt werden. Fischartig nennen wir ja auch die Cetaceen, verwahren uns aber, wenn wir von Walfischen sprechen, dagegen, daß wir sie des Namens und ihrer Fischgestalt wegen zu den Fischen rechnen, da sie zu den Säugetieren gehören.

Im vorliegenden Falle will man aber doch beim Gebrauch des Wortes „fischartig“ etwas mehr aussagen und verbindet damit gewöhnlich die Vorstellung, daß die genealogischen Ketten der Säugetiere und der Fische bei der Stammesentwickelung konvergieren und in der Vorzeit in einer gemeinsamen Ahnenform S zusammentreffen und daß diese gemeinsame Ahnenform in ihren Charakteren mehr den heute lebenden Fischen als den Säugetieren geglichen hat.

Wer so in Gedanken vorgeht, unterschätzt die Schwierigkeiten, welche den descendenztheoretischen Fragen innewohnen und welche auch die obigen Schlußfolgerungen als willkürlich erscheinen lassen. Denn warum sollen die Ahnen der Säugetiere zur Zeit, wo sie durch Kiemen atmend im Wasser lebten, die Klassencharaktere der Fische besessen haben? Außer den Fischen giebt es in der Gegenwart noch zahlreiche kiemenatmende Wirbeltiere, die anderen Klassen des Vertebratenstammes angehören, wie die Dipneusten und die perennibranchiaten Amphibien. Wenn somit Kiemenspalten und Kiemenatmung an sich keine Merkmale für die Zugehörigkeit zur Klasse der Fische sind,

so können wir die kiemenatmende Ahnenform S eines Säugetieres auch in der Richtung der Dipneusten und der perennibranchiaten Amphibien suchen. Ferner würde der Forscher nicht zu widerlegen sein, der behaupten wollte, daß in früheren Erdperioden kiemenatmende Wirbeltiere existiert haben, die weder die Klassenmerkmale der heute lebenden Fische, noch der Dipneusten, noch der Amphibien besessen haben, aber in der Gegenwart nicht mehr existieren, entweder weil sie in ihrer Descendenz ausgestorben sind, oder aus dem einfachen Grunde, weil sie sich zu Säugetieren fortentwickelt haben. Bei der Unvollständigkeit der paläontologischen Urkunden würde es an und für nichts Ueberraschendes sein, daß wir von ihrem Aussehen weder im einen noch im anderen Falle Kunde besitzen.

Endlich liegt für den, der sich auf den Boden der Descendenztheorie stellt, doch der Gedanke nahe, daß zur unendlich fernen Zeit, als die Vorfahren der Säugetiere durch Kiemen atmeten, auch die Vorfahren der heute lebenden Fische, Amphibien und Dipneusten in entsprechend anderer Form als gegenwärtig existiert haben, und daß es auch in dieser Hinsicht willkürlich ist, uns die kiemenatmende Ahnenform der Säugetiere als fisch-, amphibien- oder dipneustenartig vorzustellen.

Alles in allem liefert uns auch die vergleichende Anatomie nicht die Mittel, um die kiemenatmende Ahnenform S der Säugetiere systematisch genau zu bestimmen und das schemenhafte Bild, das uns das ontogenetische Stadium S^{∞} von ihr gegeben hat, zu einem viel klareren zu gestalten.

Mit dieser Bemerkung will ich den Wert der vergleichend-anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Forschung und ihrer Aufgaben in keiner Beziehung herabsetzen. Ich suche sie nur in einer etwas anderen Richtung; um diese noch schärfer zu bezeichnen, will ich mich auch zweier Beispiele bedienen, der Chorda dorsalis und der Schlundspalten der Säugetiere, auf welche ich in diesem Zusammenhang noch einmal zurückkomme.

Wie ich früher schon im allgemeinen ausgeführt habe, lassen in der genealogischen Kette die einzelnen Ontogenien, je weiter sie vom Ursprungspunkt entfernt sind, eine immer größer werdende Zahl von Stadien unterscheiden. Es geschieht dies dadurch, daß End- oder Ahnenformen in vorausgegangenen Gliedern der Kette zu bloßen Durchgangsformen im nachfolgenden Ontogenieen werden; waren sie früher die entwickelte Anlage einer phylogenetisch älteren Eizelle, so sind sie jetzt nur noch die vorübergehende Bedingung zur Erreichung höher organisierter Endformen oder nur noch Mittel zur Verwirklichung der komplizierter gewordenen Anlage einer im phylogenetischen Prozeß inzwischen veränderten Eizelle; mit dem Verlust ihrer ursprünglichen Bedeutung werden sie auch Veränderungen nach Form und Inhalt erfahren müssen, sie werden neue Eigenschaften erwerben, andere verlieren, die unter den früheren Verhältnissen von Bedeutung und notwendig waren, es aber für die embryonale Zwischenform nicht mehr sind.

Derartig embryonal gemachte Organe sind die von mir als Beispiele gewählten: die Chorda dorsalis und die Schlundspalten der Säugetierembryonen.

Die *Chorda* wird bei den Säugetieren in den frühesten Stadien ihrer Keimesentwickelung als ein zarter, aus weichen embryonalen

Zellen zusammengesetzter Strang angelegt, der seiner ganzen Beschaffenheit nach wohl alles eher als die Rolle eines Stützorganes spielt. Auch später kommt er nicht in die Lage, als solches zu funktionieren, da schon früh sich die knorpelige Wirbelsäule entwickelt und mit ihrem Auftreten sogar die Chordaanlage teilweise wieder zerstört. Mit einem Wort: in der Säugetierentwickelung ist die Chorda ein rein embryonales Organ ohne stützende Funktion, ein Organ, das nur dadurch noch eine Bedeutung hat, daß es mit seiner bindegewebigen Umhüllung (der skeletogenen Chordascheide) die Grundlage für die Entwickelung des knorpeligen Achsenskelettes abgiebt.

Die Vorstellung, daß die Chorda eine Art Achsenskelett ist, kann uns die Keimesgeschichte der Säugetiere nicht geben, sie leitet sich vielmehr aus den Ergebnissen der vergleichenden Entwickelungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie her. Lehrt uns doch die Ontogenie niederer Wirbeltiere, daß bei Cyclostomen, Selachiern, Teleostiern und Ganoiden sich auch ein der Chordaanlage der Säugetiere nach Lage und Entwickelungsweise entsprechender Zellenstrang anlegt, sich aber bei ihnen allmählich zu einem als Stütze wirklich funktionierenden Organ weiterentwickelt, indem die Zellen blasig werden und in ihrer Gesamtheit von einer festen Chordascheide zusammengepreßt werden. Und die vergleichende Anatomie erweitert unsere Vorstellung noch weiter durch den Nachweis, daß bei niederen Wirbeltieren (Amphioxus, Cyclostomen) die Chorda eine Dauerform des Achsenskelettes ist, und legt uns dadurch die Hypothese nahe, daß auch in der Vorfahrenkette der Säugetiere einmal die Chordaanlage eine wirklich funktionierende Endform gewesen ist und daß der Entwickelungsprozeß beim Achsenskelett mit der Chorda abgeschlossen hat, wie es noch gegenwärtig bei Amphioxus und Cyclostomen der Fall ist.

Das Gleiche lehrt in etwas anderer Weise das zweite Beispiel. Wenn man in einer frühen Periode der Säugetierentwickelung in der Halsgegend 4 Schlundspalten entstehen und nach kurzem Bestand wieder verschwinden sieht, so wird niemand aus dieser Erscheinung den Schluß ziehen können, daß man es hier mit Bildungen zu thun hat, die vielleicht einmal zur Kiemenatmung und für ein Leben im Wasser bestimmt gewesen sind, wozu sie ja auch bei den Amnioten zu keiner Zeit ihrer Entwickelung benutzt werden. In Wirklichkeit sind sie bei den Säugetieren in gar keiner Beziehung Kiemenspalten, und ebensowenig sind die in ihrer Umgebung entwickelten Skelettteile und Gefäße Kiemenbögen und Kiemengefäße, da ja Kiemen niemals gebildet werden, sondern es sind embryonale Anlagen, aus denen später etwas ganz anderes wird; es sind embryonale Durchgangsformen, die bei den Säugetieren für absolut andere Zwecke, als die ihnen homologen Kiemenbögen niederer Wirbeltiere bestimmt sind. Auch hier ist die Hypothese, daß die Schlundspalten der Säugetiere in der Vorfahrenkette einmal zur Kiemenatmung zur Zeit eines Wasserlebens gedient haben könnten, aus Erwägungen entstanden, zu denen die vergleichende Entwickelungslehre und die vergleichende Anatomie das Thatsachenmaterial geliefert hat.

Wie die beiden Beispiele dazu gedient haben, uns das Verhältnis der ontogenetischen Durchgangsformen und der phylogenetischen Dauer- oder Ahnenformen zu veranschaulichen, so beleuchten sie auch gut die Aufgaben und die Bedeutung der vergleichenden Entwickelungslehre und der vergleichenden Anatomie.

Indem wir die Befunde, die uns beim Studium der Anatomie und Entwickelung einer einzelnen Tierart unverständlich bleiben, mit homologen Befunden aus der Anatomie und Entwickelungsgeschichte anderer Tiergruppen vergleichen und zu weiteren Schlüssen nach der vergleichenden Methode in logischer Weise verwerten, lernen wir sie in neuen Beziehungen erkennen und gelangen zu einem tieferen Verständnis ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung. In diesem Punkte stimmen wir vollkommen den Ausführungen bei, welche Gegenbaur (1888, 1889) in mehreren kleinen Aufsätzen entwickelt hat.

Im besonderen sind die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie auch von unserem Standpunkt aus für die Beurteilung embryonaler Verhältnisse von sehr großem Wert, weil wir durch sie in niederen Tierklassen wirkliche Dauerformen von Organen kennen lernen, die uns in der Entwickelung eines höher organisierten Tieres nur als Durchgangsformen entgegentreten, die, embryonal geworden, sich meist in einem nicht funktionierenden Zustand befinden. Wenn wir auf dem Wege der Vergleichung genetisch nicht zusammengehöriger Objekte und Formzustände auch nicht erfahren können, wie die den embryonalen Durchgangsformen entsprechenden Ahnenformen der genealogischen Kette in Wirklichkeit beschaffen gewesen sind, z. B. die Chorda oder der Kiemenapparat der Säugetiere als Dauerorgane, so haben wir doch schon dadurch, daß wir sie mit existierenden Formen vergleichen, an Erkenntnis gewonnen. Denn gestützt auf den Grundsatz, daß sich auch die tierische Formentwickelung unter der Herrschaft allgemeiner Naturgesetze vollzieht, können wir schließen, daß die embryonale und funktionslose Chorda der Säugetiere und ebenso ihr Kiemenapparat den in wirklicher Funktion stehenden homologen Organen niederer Wirbeltiere in der Vorzeit bis zu einem bestimmten Grade ähnlich gewesen sein müssen. Im Lichte der Vergleichung erscheinen sie uns jetzt gewissermaßen als unbekannte Variationen eines Themas, von dem wir aus vielen anderen Variationen bei niederen Tiergruppen Kenntnis besitzen. Wenn auch nicht die bestimmte Variation, so ist uns durch Vergleichung doch das Thema, unter welches die embryonalen Befunde eingeordnet werden müssen, bekannt geworden. Ich glaube, daß durch diesen Vergleich meine Auffassung am besten klargestellt wird.

Wie schon bei Besprechung des Eizellenstadiums, mußten auch in diesem Abschnitt mehrfach Fragen der Descendenztheorie, die Frage des monophyletischen oder des polyphyletischen Ursprungs des Organismenreiches, die Frage, ob die systematische Klassifikation der Pflanzen und der Tiere der Ausdruck eines auf Blutsverwandtschaft beruhenden Verhältnisses ist u. s. w., berührt werden In allen diesen descendenztheoretischen Fragen stehe ich, was ich am Schluß dieses Abschnittes nicht unerwähnt lassen will, auf dem Standpunkt von Nägeli, der sich neben Darwin und Haeckel um die Förderung und den Ausbau der Entwickelungslehre die größten Verdienste erworben hat. Es mögen daher hier einige treffende Bemerkungen aus Nägeli's mechanisch-physiologischer Theorie der Abstammungslehre, besonders aus dem Kapitel über die phylogenetischen Entwickelungsgesetze des Pflanzenreiches (p. 338—340, 462—471) Platz finden.

„Gegen den monophyletischen Ursprung der Organismen", heißt es daselbst, „sprechen ebenso sehr die Gründe einer richtigen Theorie als die Thatsachen der Erfahrung. Das Pflanzenreich, als der Inbegriff aller der vegetabilischen Formen, die je gelebt haben — und ebenso verhält es sich mit dem Tierreich — besteht aus einer Unzahl von phylogenetischen Stämmen, welche zu allen Zeiten und an den verschiedenen Stellen der Erdoberfläche ihren Ursprung genommen haben, eine ungleiche Dauer, Entwickelungshöhe und Verzweigung erreicht haben und zum größten Teil ausgestorben sind."

„Die jetzt lebenden Pflanzen sind Enden von zahlreichen Abstammungslinien, welche verschiedene Geburtsstätten und ein verschiedenes Alter besitzen und somit in keiner genetischen Verwandtschaft zu einander stehen" (p. 468). Nach Nägelis Ansicht (p. 469) „setzt die systematische Verwandtschaft keineswegs die genetische voraus". In seinen Augen „leistet der Stammbaum des Gewächsreiches nicht mehr, als daß er, im Widerspruche mit sich selbst, die systematische Aehnlichkeit in eine genetische Form bringt" (p. 338).

„Wie viele verwandte Arten und Gattungen demselben Stamme angehören, läßt sich nie mit Sicherheit bestimmen. Wir sind geneigt, einförmige Familien, wie die Cruciferen, die Gramineen etc. als Abkömmlinge eines einzigen Stammanfanges zu betrachten; und wir können dafür wohl eine große Wahrscheinlichkeit, aber keine absolute Gewißheit in Anspruch nehmen. Es ist ferner ganz gut möglich, daß mehrere oder viele Pflanzenfamilien von einem Punkte ausgegangen und somit phylogenetisch verwandt sind; aber es ist ebenso gut denkbar, daß jede derselben einen besonderen Ursprung hat, daß die Gräser und Halbgräser, der Apfelbaum und der Kirschbaum, der Haselnußstrauch und der Eichbaum, ebenso im Tierreich der Fisch und das Amphibium, der Affe und der Mensch in keinem genetischen Zusammenhange stehen und ihre besonderen Abstammungslinien besitzen. Das schließt nicht aus, daß ihre Ahnen einander noch ähnlicher waren, als sie selbst es sind; es ist dies sogar gewiß, da die Abstammungslinien nicht anders als divergierend gedacht werden können. Wir dürfen auch immerhin sagen, die Phanerogamen stammen von Gefäßkryptogamen, diese von Lebermoosen, der Mensch vom Affen ab u. s. w.; aber diese Redensart ist nur bildlich zu verstehen, insoferne die Ahnen der jetzigen Organismen, wenn wir sie etwa aus paläontologischen Ueberresten kennen würden, allerdings in die Gruppe der Gefäßkryptogamen, Lebermoose, Affen zu stellen wären; denn die systematische Verwandtschaft setzt keineswegs die genetische voraus."

„Es ist unbestreitbar, daß mehrere oder viele Urzellen, die unter den nämlichen Verhältnissen, aber unabhängig voneinander, spontan entstanden sind, wenn ihre Abstammungslinien während gleich langer Zeit unter gleichen Verhältnissen sich entwickeln, auch zu ganz ähnlichen Organismen führen müssen."

4. Die embryonalen Anpassungen.

Wenn schon aus den früher geltend gemachten Gründen nach dem ontogenetischen Kausalgesetz embryonale Formen niemals korrespondierenden Ahnenformen als gleichwertig betrachtet werden können, so gesellt sich hierzu noch ein weiteres, sehr wichtiges Moment,

durch welches die schon an und für sich vorhandene Ungleichwertigkeit noch um ein sehr erhebliches gesteigert werden kann.

Ist doch die Embryonalanlage den umgestaltenden Einflüssen der Außenwelt in demselben Grade ausgesetzt als der entwickelte Organismus, ja vielleicht noch in viel höherem Grade, da sie aus einem viel plastischeren Material als dieser besteht. In der That sind auch beim Studium der ontogenetischen Prozesse leicht viele Einrichtungen zu erkennen, die als Anpassungen an vorübergehende embryonale Verhältnisse auf die Embryonalperiode beschränkt bleiben, nur ihr eigentümlich sind und in die Einrichtung der entwickelten Endformen nicht mit übernommen werden. Daher gestatten dieselben auch keine Anknüpfungen an die entwickelten Formzustände niederer Organismen und fallen, sofern sich die vergleichende Anatomie nur auf letztere beschränkt, auch nicht mehr in ihr Bereich. Für den Embryologen aber sind sie um so mehr beachtenswert und interessant, weil eine kleine Veränderung, welche schon am Beginn der Ontogenese neu bewirkt worden ist, der Ausgangspunkt für sehr eingreifende Formwandlungen werden kann, die sich unter Umständen auf eine lange Reihe späterer embryonaler Stufen erstrecken und dabei immer augenfälliger werden.

So sehen wir, wie die Ansammlung von Deutoplasma in der Eizelle und seine verschiedene Verteilung in ihr allein schon genügt, um dem Furchungsprozeß, der Bildung der Keimblätter, der Keimblase, der Gastrula ein sehr verschiedenartiges Gepräge aufzudrücken; wir sehen sogar, daß das hervorgehobene Moment die Bildung der Körperformen, die Anlage des Darmes (seine Abschnürung vom Dottersack), die Anlage des Herzens aus zwei Hälften bei den meroblastischen Eiern etc. etc. bis in weit vorgerückte Stadien der Ontogenese auf das nachhaltigste beherrscht; wir erkennen endlich, daß in vielen Wirbeltierklassen die reichliche Ansammlung von Dottermaterial die Ausbildung eines besonderen Dottersackes am Darmrohr zur Folge hat, und daß mit dieser Veränderung dann wieder die Entwickelung embryonaler Hüllen bei den Amnioten in ursächlichem Zusammenhang steht.

Oder ein zweites Beispiel. Durch Anpassung an die Bedingungen, welche der längere Aufenthalt in der Gebärmutter mit sich bringt, gehen die Eihüllen der Säugetiere Veränderungen ein, durch welche sie von den Eihüllen der Sauropsiden verschieden werden; sie bringen ein nur für die embryonale Ernährung berechnetes und darum vergängliches, aber sehr wichtiges und umfangreiches Organ, die Placenta, hervor, deren Vorhandensein dann wieder vorübergehend einen umgestaltenden Einfluß auf das Herz, die großen Gefäßstämme und den Blutkreislauf der Säugetierembryonen ausübt.

In dieser und anderer Weise werden in die Reihenfolge ontogenetischer Stadien ganz neue Gestaltungen gewissermaßen eingeschoben, Gestaltungen, welche in der Vorfahrenkette im ausgebildeten Zustand nicht existiert haben und ihrer Natur nach nicht haben existieren können.

5. Die Heterochronieen.

Wenn wir den Entwickelungsverlauf bei verschiedenen Wirbeltieren untereinander vergleichen und dabei prüfen, in welcher zeit-

lichen Folge die einander entsprechenden Organe angelegt werden und welchen Entwickelungsgrad sie auf einem bestimmten Stadium erreicht haben, so treten uns oft selbst zwischen Arten, die sich systematisch nahe stehen, sehr erhebliche Unterschiede entgegen. Bei dieser Prüfung können wir die Entwickelungsprozesse in zwei Gruppen teilen.

In einer Gruppe sehen wir, daß eine regelrechte Aufeinanderfolge der einzelnen ontogenetischen Stadien auf das strengste eingehalten wird. Es ist dies immer da der Fall, wo das vorausgehende Stadium die unerläßliche Vorbedingung für das nächstfolgende ist. In diesen Fällen können wir wohl auch mit Recht schließen, daß während der Ontogenese die Entfaltung der Anlagen in derselben Folge geschieht, in welcher sich die entsprechenden Organe in der Phylogenese[1]) allmählich ausgebildet haben.

Der einzellige Organismus kann sich seiner Natur nach in einen vielzelligen Organismus nur auf dem Wege der Zellteilung umwandeln. Daher muß bei allen Tieren die Ontogenese mit einem Furchungsprozeß der Eier beginnen. Aus einem Zellenhaufen kann sich ein Organismus mit bestimmt angeordneten Zellenlagen und Zellengruppen nur gestalten, wenn sich die Zellen bei ihrer Vermehrung in feste Verbände zu ordnen beginnen und nach gewissen Regeln, mit einfacheren Formen beginnend, zu komplizierteren fortschreiten. So setzt die Gastrula bei den Tieren als Vorbedingung das einfachere Keimblasenstadium voraus, in welches sich der Haufen der Embryonalzellen zunächst umwandeln muß. Ebenso müssen sich die Embryonalzellen zuerst in Keimblätter anordnen, ehe sich in ihrem Bereich weitere Sonderungsprozesse, für welche sie die notwendige Grundlage liefern, abspielen können.

In ähnlicher Weise erscheint in der Entwickelung der meisten Organe die Succession ihrer Stadien als die natürlich begründete. Wenn aus dem äußeren Keimblatt ein aus nervösen Elementen zusammengesetztes, in größerer Tiefe geborgenes Rohr entstehen soll, so ist der einfachste Weg, der uns in der Ontogenese fast aller Wirbeltiere entgegentritt, daß sich zuerst das nervöse Centralorgan von den übrigen Bezirken der Oberhaut als Nervenplatte sondert, daß diese sich zur Rinne einkrümmt, die Rinne durch Verwachsung der Ränder zum Rohr schließt, sich vom oberflächlich gelegenen Mutterboden abspaltet und in größere Tiefe des Körpers zum Schutz einsenkt, indem es von anderen Geweben umwachsen wird.

In ähnlicher Weise müssen der Ausbildung einer knöchernen Wirbelsäule als vorbereitende Stadien eine häutige und eine knorpelige Anlage vorausgehen, da das Knochengewebe als die höchste und leistungsfähigste Form der Stützsubstanz sich niemals direkt aus Embryonalzellen, sondern durch Umwandlung von Gallert- und faserigem Bindegewebe und Knorpel entwickelt.

Mit Recht bemerkt daher Oppel in gleichem Sinne: Es giebt be-

---

1) Nach Nägeli (p. 50) ist „die Konfiguration des Idioplasmas mehr eine phylogenetische als eine geometrische Aufgabe. Die Entfaltung der Anlagen hält sich im großen und ganzen an diese phylogenetische Ordnung. Indem der ontogenetisch sich entwickelnde Organismus nacheinander die Stadien durchläuft, welche sein phylogenetischer Stamm durchlaufen hat, kommen die idioplasmatischen Anlagen in derselben Folge zur Verwirklichung, in der sie entstanden sind“.

stimmte Stufen in der Entwickelung der Organe, welche durchlaufen werden müssen, solange es überhaupt zur Entwickelung dieser Organe kommt (nicht eliminierbare Entwickelungsstufen).

Von ihnen läßt sich eine zweite Gruppe von embryonalen Prozessen unterscheiden, die weniger fest an ein bestimmtes Stadium der Ontogenese gebunden sind und die daher zu Erscheinungen führen können, die man unter dem Namen der Heterochronie zusammen faßt. Heterochronie kann sich in der Ontogenese in allen Fällen ausbilden, wenn mit zunehmender Komplikation der tierischen Organisation an verschiedenen Orten und aus verschiedenen Keimblättern zahlreiche Organe entstehen, deren Anlagen eine festere kausale Verknüpfung in der oben angegebenen Weise vermissen lassen, bei denen daher das eine nicht die Vorbedingung für das andere ist. Unter diesen Verhältnissen ist sehr oft festzustellen, daß auch bei nahe verwandten Wirbeltieren entsprechende Organe zu sehr verschiedenen Zeiten der Ontogenese angelegt werden, und daß dann auch die Aufeinanderfolge in der Ontogenese eine andere ist, als es im Verlauf der Phylogenese der Fall gewesen sein wird.

Um wie viel früher werden bei den Tritonen, wie überhaupt bei den meisten geschwänzten Amphibien die Zähne angelegt, als wie bei den Kaulquappen, bei denen sie in so später Zeit des Larvenlebens erscheinen, nachdem schon ein provisorischer Kauapparat der Hornzähne zur Nahrungsaufnahme gedient hat? Um wie viel früher entwickeln sich, wie Gegenbaur mit Recht bemerkt, die Lungen der Säugetiere, als die Zähne der letzteren! Und doch sind ohne Zweifel die Zähne die älteren Organe. Denn mit Zähnen sind schon alle kiemenatmenden Wirbeltiere, wie Selachier, Telostier, ausgerüstet, bei denen es überhaupt nicht zur Entwickelung von Lungen kommt.

Derartige Inkongruenzen sind aber außerordentlich häufig zu beobachten, wenn wir Wirbeltiere, die verschiedenen Familien und Klassen angehören, auf das zeitliche Auftreten und auf den Entwickelungsgrad ihrer Organanlagen untereinander vergleichen. Mit ihrem Studium haben sich Oppel, Mehnert und Keibel in besonderen Untersuchungen beschäftigt. Keibel, der die Frage an Schweinembryonen geprüft hat, findet „die zeitlichen Verschiebungen, man kann geradezu sagen, Durcheinanderschiebungen des Entwickelungsgrades der Organe soweit gehende, daß eine befriedigende Einteilung in das von Oppel vorgeschlagene Vorfisch-, Fisch-, Landtier- und Amniotenstadium nicht möglich erscheint“. Aus diesem Grunde könne man auch „bei den Säugetieren, wenn man den gegenseitigen Entwickelungsgrad der Organe im Organismus ins Auge faßt, von einer Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie durchaus nicht sprechen“. (Vergl. hierzu auch Bd. III, Teil 3, Kap. 9.)

6. Die Einteilung der Ontogenese in eine Palingenese und Cenogenese.

Daß in der Ontogenese viele Erscheinungen beobachtet werden, welche sich nicht direkt auf Ahnenformen beziehen lassen, wird auch von den Forschern hervorgehoben, welche sich auf den Boden des biogenetischen Grundgesetzes stellen.

Zur Beseitigung dieser Schwierigkeiten ist Haeckel veranlaßt worden, im Anschluß an Fritz Müller, alle Erscheinungen der

Keimung oder der individuellen Entwickelung (Ontogenesis) in zwei verschiedene Gruppen zu teilen. „Die erste Gruppe umfaßt die Urentwickelung oder Auszugsentwickelung (Palingenesis) und führt uns noch heute jene uralten Bildungsverhältnisse vor Augen, welche durch Vererbung von den ursprünglichen Stammformen übertragen worden sind (so z. B. beim menschlichen Embryo die Kiemenbogen, die Chorda, der Schwanz u. s. w.). Die zweite Gruppe hingegen enthält die Störungsentwickelung oder Fälschungsentwickelung (Cenogenesis) und trübt das ursprüngliche Bild des Entwickelungsganges durch Einführung neuer fremder Bildungen, welche den älteren Stammesformen fehlten und erst durch Anpassung an die besonderen Bedingungen ihrer individuellen Entwickelung von den Keimformen erworben wurden (so z. B. beim menschlichen Embryo die Eihüllen, der Dottersack, die Placenta u. s. w.).“

„Jede kritische Untersuchung und Verwertung der individuellen Entwickelung wird daher vor allem zu unterscheiden haben, wie viel von den embryologischen Thatsachen palingenetische Dokumente sind (zur Auszugsgeschichte gehörig) — wie viel andererseits cenogenetische Abänderungen jener Dokumente (der Störungsgeschichte angehörig).“

Mit Recht macht Haeckel bei seiner Einteilung darauf aufmerksam, daß „die erbliche Wiederholung der ursprünglichen Stammformenkette durch die entsprechende und parallele Keimformenkette nur selten (oder, streng genommen, niemals!) ganz vollständig ist. Denn die wechselnden Existenzbedingungen üben ihre Wirkung auf jede einzelne Keimform ebenso aus. wie auf den entwickelten Organismus. Außerdem wirkt das Gesetz der abgekürzten Vererbung beständig auf eine Vereinfachung des ursprünglichen Entwickelungsganges hin.“

Wie Haeckel hält auch Gegenbaur bei dem Versuche der phylogenetischen Verwertung der Ontogenese die Unterscheidung der Cenogenese von größter Bedeutung; denn nur dadurch werde, was aus der Ontogenese verwertbar sei, klar; nur dadurch werde das von ausgebildeten Zuständen her Ererbte von dem auf dem Wege der Ontogenese Erworbenen gesondert und daraus erst die Grundlage für phylogenetische Folgerungen gewonnen“.

Zugleich aber hält Gegenbaur eine Trennung dessen, was beim Embryo palingenetisch oder cenogenetisch sei, für außerordentlich schwierig und eine Ursache für viele haltlose Spekulationen. „Wenn man zugeben muß“, bemerkt er, „daß Palingenesis und Cenogenesis miteinander durchmischt vorkommen, so ist es auch gewiß, daß die Ontogenie nicht als reine Quelle für die Phylogenie gelten kann. Dadurch wird die Ontogenie zu einem Gebiete, auf dem beim Suchen nach phylogenetischen Beziehungen eine rege Phantasie zwar ein gefährliches Spiel treiben kann, auf dem aber sichere Ergebnisse keineswegs überall zu Tage liegen.“

Gegenbaur warnt daher „vor den Irrwegen, die zur Konstruktion fiktiver Zustände, ja ganzer fiktiver Organismen führen“, und verlangt vor allem strenge Kritik; „denn unkritisches Verhalten zu den ontogenetischen Ergebnissen verlasse den Boden der Erfahrung und verfalle in bodenlose Spekulation. Phantasiegebilde treten an die Stelle der realen Objekte, und damit weiche die Forschung von jener Bahn ab, auf der sie allein zur Erkenntnis des Wahren und damit zu dauernden Erfolgen gelangen könne.“

Indem Gegenbaur weiterhin die Frage aufwirft, wo diese Kritik

ihren Ausgang nehmen solle, bemerkt er hierzu: „Wenn einmal zugestanden werden muß, daß nicht alles, was auf dem Wege der Entwickelung liegt, palingenetischer Natur ist, daß nicht jede ontogenetische Thatsache, man möchte sagen, als bare Münze gelten kann, so ist zur Leistung jener Kritik auch kein Stück der Ontogenie unbedingt verwertbar." Als die von ihm geforderte kritische Instanz nimmt aber Gegenbaur die vergleichende Anatomie in Anspruch; „denn überall seien es die Zustände des ausgebildeten Organismus, die uns die ontogenetischen Befunde erleuchten." „Daher werden wir auf die niederen, den Durchgangsstadien entsprechenden oder ihnen doch ähnlichen Zustände verwiesen, sobald wir den höheren Zustand in seiner Ontogenese verstehen wollen. Sie gehören ebenso zur Geschichte des Organismus, wie seine einzelnen ontogenetischen Befunde."

In den hier angeführten Aeußerungen von Haeckel und Gegenbaur, in Haeckel's Bemerkung, daß „die erbliche Wiederholung der ursprünglichen Stammformenkette durch die entsprechende und parallele Keimformenkette nur selten (oder, streng genommen, niemals!) ganz vollständig ist", und ebenso in Gegenbaur's Ausspruch, daß „kein Stück der Ontogenie unbedingt (als bare Münze) verwertbar sei", erblicke ich eine wichtige Annäherung an meinen Standpunkt.

Den von Gegenbaur mit Recht hoch eingeschätzten Wert der vergleichenden Anatomie für die Kritik ontogenetischer Erscheinungen erkenne ich gleichfalls an, suche ihn aber in einer etwas anderen Richtung. Denn auch die vergleichende Anatomie scheint mir bei der Beurteilung der Frage, inwieweit ein ontogenetisches Stadium ein Abbild oder eine Wiedergabe einer Form in der Vorfahrenkette ist, nicht das leisten zu können, was Gegenbaur von ihr erwartet. Auch sie kann uns keineswegs vor einem unkritischen Verfahren, vor Verirrungen, Phantasiegebilden und allem dem bewahren, was Gegenbaur der phylogenetischen Spekulation vorwirft, wenn sie sich auf die Ontogenie allein beschränkt. Da ein jetzt lebender niederer Organismus, den Gegenbaur in leicht mißzuverstehender Weise als den Durchgangsstadien entsprechend bezeichnet, ein Amphioxus, ein Cyclostom, ein Haifisch, in die Vorfahrenkette einer höheren, gleichzeitig lebenden Organismenart, eines Säugetieres z. B., ganz sicherlich nicht hineingehört, kann er uns auch kein Abbild von einem ausgestorbenen Glied dieser Kette geben, und in dieser Hinsicht zu seiner wirklichen Kenntnis ebensowenig beitragen, wie das Embryonenstadium des betreffenden Säugetieres, weil dieses in hohem Maße cenogenetisch verändert ist.

Daß hierdurch in keiner Weise der hohe Wert der Vergleichung sowohl embryonaler Formen untereinander, als dieser mit ausgebildeten höheren und niederen Tieren beeinträchtigt wird, glaube ich schon auf p. 168—170 nachgewiesen zu haben.

7. Aufgabe und Ziel der vergleichenden Entwickelungslehre und der vergleichenden Anatomie ist die Feststellung der gesetzmäßigen Verhältnisse, die der pflanzlichen und tierischen Formbildung zu Grunde liegen.

Alle wissenschaftlichen Bestrebungen finden erst einen festen Rückhalt in der Ueberzeugung, daß alles Naturgeschehen sich nach bestimmten Gesetzen vollzieht, deren Erkenntnis Aufgabe der Forschung

ist. Zwischen der leblosen Natur und dem Reich der Lebewesen besteht nach dieser Richtung kein prinzipieller Unterschied, sondern nur ein Unterschied insoweit, als dort die Verhältnisse einfacher sind und sich leichter auf durchgreifende Gesetze zurückführen lassen, während sie hier außerordentlich viel komplizierter sind und sich daher schwieriger in allgemein passende Formeln einkleiden lassen. So gut wie sich in der Zusammensetzung der chemischen Körper allgemeine Gesetzmäßigkeiten erkennen und, soweit sie analysiert sind, in bestimmten Formeln wiedergeben lassen, sind auch die so viel komplizierter gebauten tierischen und pflanzlichen Gestaltungen in letzter Instanz nur der Ausdruck allgemeiner Bildungsgesetze, von welchen das organische Gestalten beherrscht wird. In diese sucht der Biologe durch anatomische Analyse und Vergleichung einerseits, durch experimentelle Forschung andererseits einzudringen. Ihre Ermittelung ist unser Ziel, mögen wir die Embryonalstadien verschiedener Tiere (vergleichende Entwickelungslehre) oder die ausgebildeten Endformen (vergleichende Anatomie) oder Embryonalstadien mit ähnlichen, ausgebildeten Formzuständen in der Tierreihe vergleichen.

Eine der wichtigsten und allgemeinsten Gesetzmäßigkeiten, welche durch die vergleichende, biologische Methode gewonnen wurde, ist die Zellentheorie. Sie mag uns daher auch als Beispiel zur genaueren Darlegung meines Standpunktes dienen. In der Zellentheorie ist die außerordentlich wichtige Erkenntnis zusammengefaßt, daß die Zelle eine allgemeine Form der lebenden Substanz ist, welche jeder pflanzlichen und tierischen Entwickelung zu Grunde liegt. Daher muß im großen Entwickelungsprozeß der Natur die natürliche Entstehung von Pflanzen und Tieren mit der Entstehung lebender Zellen begonnen haben, gleichwie mit der Zelle auch jetzt die Keimesgeschichte von Pflanzen und Tieren beginnt. Wenn wir auch von den Wegen, auf denen einfachste Zellen zuerst entstanden sind, nichts wissen, so müssen wir doch von unserem Standpunkt aus annehmen, daß ihre Genese ebenso nach Naturgesetzen erfolgt sein wird, wie Krystalle aus krystalloiden Substanzen in der ihnen zukommenden, gesetzmäßig begründeten Weise entstehen, wenn sie diesen selbst auch nicht vergleichbar sind. Lebende Zellen werden sich daher zu allen Zeiten und aller Orten in der Natur entwickeln müssen, wo die komplizierten, uns zur Zeit vollständig unbekannten Bedingungen für ihr Zustandekommen gegeben sind.

Bei dieser Auffassung muß natürlich nicht nur mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die genealogischen Ketten der heute lebenden Organismen von vielfachen, unabhängig voneinander entstandenen, einfachsten Urzellen ihren Ausgang genommen haben, sondern es wird diese Möglichkeit sogar von vornherein als die naturwissenschaftlich am meisten berechtigte bezeichnet werden müssen.

Indem wir in der Zellbildung einen gesetzmäßigen Vorgang erblicken, stellen wir in Abrede, daß in irgend einer Periode der Erdentwickelung sich durch Zufall eine lebende Zelle gebildet habe, von welchem Zufallsprodukt dann nach der Hypothese der monophyletischen Descendenz alle Pflanzen und Tiere abstammen würden. Somit bleibt erst durch besondere, auf die Genealogie der Organismen gerichtete Untersuchungen zu ermitteln, von wie viel selbständig entstandenen Zellen aus die heute lebenden Organismen ihren Ursprung herleiten. Denn weder die Zellentheorie, welche eine Errungenschaft vergleichend anatomischer Forschung ist, noch die Thatsache, daß alle

Pflanzen und Tierarten sich ontogenetisch aus einer Zelle entwickeln, vermag uns hierüber eine Auskunft zu geben.

Vergleichende Anatomie und Entwickelungslehre haben eben nur das Gesetz der Zellenbildung oder, wie TH. SCHWANN sich ausdrückt, „die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen“ festgestellt.

In diesem Sinne werden uns durch die vergleichende Entwickelungslehre und ebenso durch die vergleichende Anatomie, wenn auch nicht so allgemeine und umfassende Gesetzmäßigkeiten, wie in der Zellentheorie, so doch engere und speziellere Gesetzmäßigkeiten in der Formbildung der Lebewesen zur Erkenntnis gebracht. Hierfür nur einige wenige Beispiele, teils allgemeiner, teils mehr specieller Art.

Der große und tiefgreifende Unterschied, der zwischen Pflanzen und Tieren in ihrer ganzen Gestalt besteht, läßt sich in letzter Instanz mit auf die verschiedene Ernährungsweise der pflanzlichen und tierischen Zellen zurückführen (vergl. HERTWIG, Allgemeine Biologie, 1906, p. 600—605).

Wegen der Rolle, welche der Chlorophyllapparat bei der Assimilation spielt, sind die Pflanzenzellen auf die unmittelbare Einwirkung des Lichtes angewiesen; wenn sie daher zu größeren Verbänden vereint bleiben, müssen sie das Bestreben haben, sich der Fläche nach in Blättern anzuordnen, so daß sie der Luft die Kohlensäure entziehen und die Einwirkung der Sonnenstrahlen erfahren können. Es macht sich daher die ganze Formbildung der Pflanzen auf Grund der Ernährungsweise in nach außen hervortretenden Organen, in Blättern und Zweigen, bemerkbar.

Im Gegensatz hierzu ist die tierische Entwickelung vermöge der Eigenschaft der tierischen Zelle, schon fertiggebildete, organische Substanz aufzunehmen und zu verdauen, darauf gerichtet, sowie sich eine vielzellige Gemeinde gebildet hat, in dieser einen zur Aufnahme geeigneten verdauenden Hohlraum, eine Urdarmhöhle zu schaffen. Durch die Bildung einer inneren verdauenden Fläche, eines Darmdrüsenblattes, wird die tierische Entwickelung im Gegensatz zur pflanzlichen eine nach innen gerichtete.

Von diesem Gesichtspunkte aus kann es uns nicht wundernehmen, daß in allen Tierstämmen die ersten Entwickelungsvorgänge in ähnlicher Weise ablaufen, und daß wir bei Wirbellosen und Wirbeltieren einen Furchungsprozeß, ein Stadium der Morula, der Blastula und Gastrula auftreten sehen.

Wenn aber diese Entwickelungsprozesse keine vom Zufall abhängigen, sondern in der Natur der tierischen Zelle selbst begründete sind, dann liegt auch kein Anlaß vor, aus der Gleichartigkeit der Wiederkehr eines Furchungsprozesses, einer Morula, einer Blastula, einer Gastrula in allen Klassen des Tierreiches auf eine gemeinsame Abstammung aller Tiere von e i n e r blastula- oder gastrulaähnlichen Stammform zu schließen. Vielmehr erblicken wir in den aufeinander folgenden ersten Stadien der tierischen Entwickelung nur die Wirksamkeit besonderer Gesetze, von welchen die Gestaltung der tierischen Formen im Gegensatz zu den pflanzlichen beherrscht wird[1]).

1) Von gleichen Erwägungen geleitet, bemerkte ich in meinem Lehrbuch „Die Zelle und die Gewebe“, Bd. II, p. 276, und ebenso in der 2. Auflage, welche unter dem veränderten Titel: „Allgemeine Biologie“, 1906 erschienen ist (p. 596): „Die Vergleichung der ontogenetischen Stadien der verschiedenen Tiere teils untereinander, teils mit den ausgebildeten Formen niederer Tiergruppen führt uns zur Erkenntnis

Oder nehmen wir ein anderes Beispiel, das ein mehr specielleres Organisationsverhältnis betrifft. Es wurde früher die Dotteransammlung in der Eizelle als Zeugnis angeführt, wie durch sie die ersten Entwickelungsstadien in tiefgehender Weise beeinflußt werden. Auch hierin haben wir eine Gesetzmäßigkeit kennen gelernt, indem die Eizellen in den verschiedensten Tierklassen, auch bei solchen, die in keiner näheren systematischen Verwandtschaft zu einander stehen, sich äqual, inäqual oder partiell furchen, je nachdem sich in ihnen Deutoplasma in geringerem oder höherem Grade angesammelt hat. In derselben Weise sind die verschiedenen Formen der Blastula, der Gastrula und die hieraus folgenden Modifikationen der nächsten Entwickelungsstadien als gesetzmäßige Folgen der verschiedenen Dotteransammlung in der Eizelle zu beurteilen.

Wie hier, so macht uns überhaupt die vergleichende Untersuchung mit Reihen vergleichbarer tierischer Formen bekannt, die in Hauptmerkmalen einander gleichen, in anderen mehr untergeordneten Merkmalen aber in der verschiedensten Weise modifiziert sein können, z. B. mit verschiedenen Formen des Achsen- und Extremitätenskeletts, der Harnorgane, des Herzens, des Gehirns etc. Aufgabe der Vergleichung ist es hier — und dasselbe gilt überhaupt für jede entwickelungsgeschichtliche und anatomische Vergleichung — klarzulegen, welche Form in den verglichenen Reihen die einfachste und ursprünglichste, welche die modifizierte und von der ersteren ableitbare ist; auch ist der Nachweis zu versuchen, durch welchen Vorgang die modifizierte aus der ursprünglichen Form entstanden ist. So führt uns die Vergleichung zur Unterscheidung primärer, ursprünglicher und sekundärer oder modifizierter tierischer Formen und Prozesse.

Die Unterscheidung deckt sich in vielen Fällen mit der Unterscheidung in palingenetische und cenogenetische Formen. Zwischen beiden besteht aber der wesentliche Unterschied, daß bei letzterer die Forscher von phylogenetischen Gesichtspunkten ausgehen und geneigt sind, für die zu Tage tretenden Aehnlichkeiten die Ursache in der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren zu erblicken, während bei der ersteren ein größeres Gewicht auf die Ermittelung allgemeiner Gesetzmäßigkeiten in der tierischen Formbildung gelegt wird, welche unabhängig von der Abstammungsfrage sind; daher bedarf die Abstammungsfrage erst noch einer besonderen Beweisführung.

Mit dieser verschiedenen Stellungsnahme der Forscher hängt dann auch die verschiedene Auffassung von der Bedeutung des Wortes Homologie und der vergleichend-anatomischen Methode zusammen. Dort wird Homologie aus Blutsverwandtschaft erklärt und die vergleichend-anatomische Methode zu einer phylogenetischen gemacht. Hier wird in der Homologie nur der Ausdruck für Gesetzmäßigkeiten in der Organisation der die Homologie zeigenden Organismen erblickt, und die Frage, inwieweit die nachgewiesene Homologie durch gemeinsame Abstammung oder in anderer Weise zu erklären sei, als eine zunächst offene und als Gegenstand besonders darauf zu richtender Untersuchungen betrachtet.

Es ist dies derselbe Standpunkt, welchen Joh. Müller, C. E.

---

allgemeiner Gesetze, von welchen der Entwickelungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird. Bestimmte Formen werden trotz aller beständig einwirkenden, umändernden Faktoren im Entwickelungsprozeß mit Zähigkeit festgehalten, weil nur durch ihre Vermittelung das komplizierte Endstadium auf dem einfachsten Wege und in artgemäßer Weise erreicht werden kann".

v. Baer, Alexander Braun, Nägeli und viele andere unserer bedeutendsten Biologen eingenommen haben, und welchen Braun in klarer Weise in den schon in der historischen Einleitung zitierten Worten festgelegt hat:

„Nicht die Descendenz ist es, welche in der Morphologie entscheidet, sondern umgekehrt, die Morphologie hat über die Möglichkeit der Descendenz zu entscheiden.“ „Eine Verkennung der von der Abstammungslehre unabhängigen Bedeutung der Morphologie liegt in der Behauptung, daß von einer Homologie der Organe nur die Rede sein könne unter der Voraussetzung gemeinsamer Abstammung oder, wie Strasburger sich ausdrückt, daß die Vergleichung selbst schon Phylogenese sei, daß sie nur unter der Voraussetzung gelte, daß man es mit Dingen von gleichem Ursprung zu thun habe. Es kommt darauf an, was man unter gleichem Ursprung versteht. Den Würfeln, in welchen das Kochsalz krystallisiert, wird man den gleichen Ursprung nicht absprechen, aber von einer gemeinsamen Abstammung derselben, von einem Urwürfel des Kochsalzes, wird man nicht reden können. So könnte man auch im Gebiete des Organischen eine gleiche Art des Ursprungs typisch übereinstimmender Formen sich denken ohne äußeren Zusammenhang der Entwickelung.“

Litteratur.

Außer den in der allgemeinen Litteratur citierten Schriften:

Emery, C. *Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie. VIII. Homologie und Atavismus im Lichte der Keimplasmatheorie. Biolog. Centralbl. Bd. XVI.* **1896.**
Gegenbaur, K. *Cänogenese. Verhandl. d. Anat. Gesellsch.* **1888.**
— *Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet. Morphol. Jahrb. Bd. XV.* **1889.**
— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I.* **1898.**
Haeckel. *Siehe die im I. Band p. 72 citierten Schriften. Ferner: Monographie der Calcispongien.*
— *Die Perigenesis der Plastidule. Berlin* **1876.**
— *Zur Phylogenie der australischen Fauna. Einleitung zu Semon's Forschungsreisen in Australien u. s. w. Jena* **1893.**
— *Systematische Phylogenie der Wirbeltiere.* **1895.**
— *Anthropogenie. 5. Aufl.* **1903.**
— *Die Lebenswunder.* **1904.**
Hensen, V. *Die Plankton-Expedition und Haeckel's Darwinismus. Kiel u. Leipzig* **1901.**
Hertwig, Oscar. *Die Zelle und die Gewebe. Buch II.* **1898.**
— *Allgemeine Biologie. 2. Aufl.* **1906.**
Keibel, F. *Siehe Allgemeine Litteratur. p. 74* **1900—1905,** *p. 82* **1894, 1896.**
— *Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. Merkel und Bonnet's Ergebnisse. Bd. VII.* **1898.**
Meckel, F. *Siehe Allgemeine Litteratur p. 73* **1811** *u.* **1821.**
Mehnert. *Kainogenese, eine gesetzmäßige Abänderung der embryonalen Entfaltung infolge von erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigentümlichkeiten. Eine biolog. Studie. Morph. Arb. Bd. VII.*
— *Biomechanik; erschlossen aus dem Prinzipe der Organogenese. Jena* **1898.**
Müller, Fr. *Für Darwin.* **1864.**
Nägeli, C. v. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* **1884.**
Oppel. *Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren. Jena* **1891.**
Osborn. *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel und Bonnet's Ergebnisse. Bd. III.* **1894.**
Schmidt, Heinrich. *Haeckel's biogenetisches Grundgesetz und seine Gegner.* **1902.**
Weismann, Aug. *Vorträge über Descendenztheorie. 2. Aufl. Bd. II.* **1902.**
Wigand, Albert. *Die Genealogie der Urzellen als Lösung des Descendenz-Problems oder die Entstehung der Arten ohne natürliche Zuchtwahl. Braunschweig* **1872.**
— *Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's.* **1874—1877.**

Register.

A.

Abstammung 151, 180.
Achse des Regenerats, senkrecht auf die Schnittebene gestellt 58.
Achsenskelett 152, 155.
Adaptationsregulationen 2.
Aequipontentialität 55.
After, Zeitpunkt der Ausbildung des 142.
Aftermembran 142.
Ahnenformen 169.
Ahnenkette 154.
Ahnenreihe 156.
Allantois, Funktion der 140.
— Zeitpunkt der Anlage der 140.
Amnion, Zeit der Anlage des 139.
Amnionschluß, Zeitpunkt des 139.
Anlagen 159, 173.
— und Anlageprodukt, Parallelismus beider 163.
Anpassungen, embryonale 171.
— funktionelle (Roux) 113.
Artzellen, 161, 162, 164.
Asyntaxia medullaris totalis 29.
Auge, Regenerationsfähigkeit des 82.
— zeitliche Ausbildung dess., beim Huhn und Papagei 143.
Augenanlagen 141.
Autoplastik 116.

B.

Bildungsgesetze 177.
Bindegewebszellen, „schlummernde“ 98.
Biogenesis, Theorie der 161.
Biogenetisches Grundgesetz 132, 149 ff., 158.
Blastotomie 39.
Blutsverwandtschaft 179.

C.

Cauda bifida 59.
— trifida 49.
Cenogenese 149, 174.
Chorda dorsalis 168.
Chordastab 96.
Cytarme 118.
Cytochorismus 118.
Cytolisthesis 118.

D.

Darmkanal 152.
Dauerniere der Säuger, zeitliche Ausbildung der 146.
— — Zeitpunkt des Auftretens der Glomeruli in der 146.
Defekte 38.
Descendenz 180.
Descendenztheorie 149 ff.
Deutoplasma 172.
Differenzierung der Zellen, abhängig von der Organisation des Eiplasmas 16.
Differenzierungshauptzellen 41.
Differenzierungsnebenzellen 41.
Doppelbildungen 17.

E.

Eigenleben der Gewebe 111.
Eihüllen 174.
Eizelle 158, 159, 163.
Ektoderm, regenerative Fähigkeit des 37.
Embryomorphose 78.
Embryonalformen 165.
Entdifferenzierung 93.
Entwickelung, atypische fehlerhafte 10.
— — regulatorische 10.
— direkte 2.
— indirekte 2.
— normale 2, 10.
— regenerative 2.
— durch regulierende Wechselbeziehungen der Embryonalzellen 15.
— typische 10.
Entwickelungsgrad der Organe 131.
Entwickelungsreihen 152.
Epimorphosis 3.

Extraovat 3.
Extremitätenskelett 153.

F.

Formative Reize 72.
Funktion der entodermalen Allantois 140.
— Bedeutung ders. für die Ausbildung des N. und Tractus opticus 141.
— Bedeutung ders. für die zeitliche Verschiebung von Organanlagen 142.
Funktionelle Anpassung (Roux) 113.
— Reize 111.
Funktionswechsel 151.
Furchungsprozeß 172.

G.

Gehirnhemisphären, zeitliche Entw. ders. beim Huhn und Papagei 143.
Genealogie der Organismen 177.
Geschwülste 38.
Geschwulstkeim 119.
Gesetzmäßigkeiten 178, 179.
Geweih, Neubildung des 88.
Glomeruli in der Dauerniere der Säuger, Zeitpunkt des Auftretens 146.
— in der Urniere der Säuger 146.
Grundform 153.
Grundgesetz, biogenetisches 132, 149 ff., 158.

H.

Halb- und Ganzembryonen, willkürliche Herstellung von 21.
Harnorgane 153.
Hemididymi 41.
Hemiembryo 6.
Herz 152.
Heterochronieen 172, 174.
Heteroplastik 117.
Homologie 151, 179.
Hyperdaktylie 66.
Hyperpedie 66.
Hypertrophie, kompensatorische 115.
Hypoplasie 87.

I.

Idioplasma 160, 163.
Involution der Urniere 147.

K.

Kapillarsprosse 98.
Kausalgesetz, ontogenetisches 163.
Klassifikation des Tierreichs 163.
Kloakenmembran 142.
Knorpelstab 96.
Knospentheorie 99.
Körpergröße der Amnioten 142.
Korrelation 112.
— in der Entw. 134.

L.

Leberentwickelung der Vögel 147.
Linse, erste Anlage der 141.
— Regenerationsfähigkeit der 82.
— Wiederbildung der 52.

M.

Medullarrohrschluß, Beginn des 140.
— bei Huhn und Papagei 143.
Melopsittacus undulatus, Entwickelungsgrad der Organe bei 143.
Mesodidymi 41.
Mesonephros, Ersetzung dess. durch den Metanephros 147.
Metanephros, Ersetzung des Mesonephros durch den 147.
Metaplasie 116.
Methode, vergleichend-anatomische und phylogenetische (s. a. Achsenskelett, Darmkanal, Herz, Harnorgane) 152.
Monophyletische Descendenzhypothese 164, 171.
Morphallaxis 3.
Morphogenetische Funktion des Nervensystems 111.
Mosaikarbeit 9.
Mosaikei 10.

N.

Nacherzeugung 4, 7.
Nervensystem, morphogenetische Funktion des 111.
Nervus opticus, Bedeutung der Funktion für die Ausbildung des 141.
Neubildung des Geweihes 88.
Neurotropismus 101.

O.

Ohrbläschen, Schluß des 141.
Ontogenese 156, 160, 162, 173.
Ontogenetische Differenz 133.
— Durchgangsformen 169.
Ontogenetischer Prozeß 162.
Ontogenetisches Kausalgesetz 163.
Organisation des Eiplasmas, Differenzierung der Zellen, abhängig von der 16.
Organisationsregulationen 2.
Orthopädie, funktionelle 58.

P.

Paläoembryologie 131.
Palingenese 149, 174.
Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt 163.
Phylogenese 156, 160, 162, 173, 175.
Phylogenetischer Prozeß 162.
Polydaktylie 66.
Polymelie 66.
Polyphyletische Descendenzhypothese 164.
Postgeneration (Roux) 4, 7, 45.

Prinzip der organbildenden Keimbezirke 11.
Proamphibien, Proreptilien 155.
Proselachier 154.
Prospektive Bedeutung 19.
— Potenz 19.

R.

Rachenhaut, primitive 151.
Regeneration, Allgemeines über 1.
— als Anpassungserscheinung 102.
— atavistische 72.
— Beeinflussung ders. durch Organsysteme des Körpers 106.
— der Keimblätter 32.
— — isogene 35.
— pathologische 1.
— physiologische 1.
— des Schnabels 88.
— traumatische 1.
— wirkliche, bei Pflanzen 1.
Regenerationen, heteromorphe 73.
Regenerationsähnliche Erscheinungen bei Krystallen 1.
Regenerationscentren 69.
Regenerationsfähigkeit des Auges und der Linse 82.
— innerer Organe 102.
Regulationseier 10.
Rekreation 115.
Restitutionen 3.
Riechorgan, Zeitpunkt der Anlage des 141.

S.

Sarkoblastentheorie 99.
Schlundspalten der Säugetiere 166, 168.
Selbstdifferenzierung 9.
Semiblastula 6.
Semigastrula 6.
Semimorula 6.
Specietät 116.
— der Gewebe 56.
Specifikation der Furchungszellen 11.
Spina bifida 43.
— ventosa 114.
Stammbaum 171.
— monophyletischer u. polyphyletischer 164, 171.
Superregenerationen 61.
Systematik, Stellung der vergl. Entwickelungslehre zur 149 ff.
Systematische Verwandtschaft, s. Verwandtschaft.

T.

Tractus opticus, Bedeutung der Funktion für die Ausbildung des 141.
Transplantation 116.

U.

Umdifferenzierung 28.
Urform der Organe 153.
Urniere, Entwickelungsgrad ders. bei Säugerembryonen 146.
— fötale Sekretion der 147.
— Involution der 147.
Urzeugung 165.

V.

Variation, individuelle, im Entwickelungsgrad der Organe 146.
Verwandtschaft, genetische und systematische 171.
Vita propria der Gewebe 111.

W.

Wellensittich, Entwickelungsgrad der Organe beim 143.
Wiederbildung einer Linse 52.
Wiederherstellungsregulationen 3.
Wundheilung 37.

Z.

Zähne 174.
Zeitliche Verschiebung in den Komponenten eines Organes 140.
Zellentheorie 177.

Nachträgliche Berichtigungen zu Bd. I, 1. Teil.

W. Waldeyer, Die Geschlechtszellen.

a) p. 112, Absatz 2, statt „Haupttücke“ lies „Hauptstücke“.

b) p. 112, Absatz 2, drittletzte Zeile, statt „Hauptstück“ lies „Verbindungsstück“.

c) p. 172, Absatz 2, Zeile 5, statt „Spermien zu Spermatiden“ lies „Spermatiden zu Spermien“.

977

